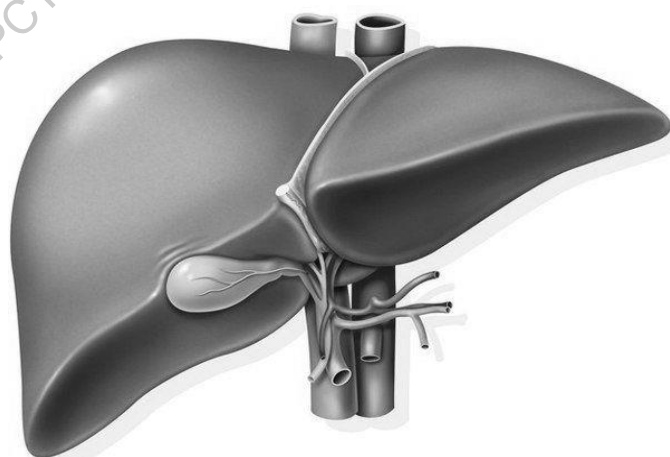


Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»

Т. В. Перевозникова

**МОРФОЛОГИЯ
И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ ОРГАНОВ
(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ СВЯЗИ)**

**Учебно-методическое пособие
для студентов биологического факультета**



УДК 591.4 (072.8)
ББК 28.66
П27

Автор : Татьяна Викторовна Перевозникова

Перевозникова Т. В.

П 27 Морфология и функционирование паренхиматозных органов (межпредметные связи) / Учебно-методическое пособие для студентов биологического факультета / Т. В. Перевозникова. Саратов : СГУ имени Н. Г. Чернышевского, 2018. – 104 с. С илл. Электронный ресурс.

В учебно-методическом пособии представлены межпредметные материалы лекционных и семинарских занятий по биологии человека и гистологии. В данном учебно-методическом пособии раскрываются основы морфологии, гистологии и функционирования печени, поджелудочной железы, легких, почки и яичка человека. Особое внимание отводится анализу строения структурно-функциональных единиц этих паренхиматозных органов. Издание имеет важное образовательное значение для расширения межпредметных знаний и организации самостоятельной работы у студентов биологического факультета.

Для студентов биологического факультета, учителей, натуралистов

Рецензент :

Кандидат биологических наук,
доцент кафедры физиологии человека и животных
СГУ имени Н. Г. Чернышевского
Екатерина Юрьевна Лыкова

УДК 591.4 (072.8)
ББК 28.66
П 27

© Т. В. Перевозникова, 2018

ВВЕДЕНИЕ

Межпредметные связи представляют собой обобщенное отражение в содержании учебных дисциплин диалектических процессов, которые объективно действуют в природе и познаются современными науками. Это комплексное изучение разными научными дисциплинами одного и того же объекта. Системное применение межпредметных связей в профессиональном обучении и преподавании общеобразовательных, общепрофессиональных и специальных дисциплин в вузе развивает кругозор, глубину мышления и способствует интеграции знаний у студентов. В предлагаемом учебно-методическом пособии представлены межпредметные аспекты строения и функционирования паренхиматозных органов.

Паренхиматозные органы – внутренние органы, которые состоят из стромы – соединительно-тканного каркаса, и паренхимы – основного вещества со специфическими для органа функциями. Их строение и функционирование затрагиваются такими биологическими науками, как анатомия, гистология, физиология, зоология, антропология, эмбриология, экология, биохимия, генетика, валеология, основы медицинских знаний и безопасности жизнедеятельности. Анатомия, гистология и эмбриология входят в состав общей науки о форме, закономерностях строения и развития животного организма, называемой морфологией (греч. *morphe* – форма и *logos* – наука). С участием перечисленных выше дисциплин в настоящее время формируется новое междисциплинарное научное направление – функциональная гистоархитектоника, которая рассматривает организацию и работу структурно-функциональных единиц (СФЕ) органов (Курзанов, 2014). Главной целью предлагаемого учебно-методического пособия является подбор и интеграция актуальных материалов о строении и функционировании паренхиматозных органов и их СФЕ, что необходимо для формирования комплексных представлений о них у студентов биологического факультета. Комплексный подход в настоящее время реализуется в преподавании анатомии и физиологии человека, гистологии, зоологии, биологии индивидуального развития на биологическом факультете Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

Материалы данного пособия используются во время проведения интегрированных лекций и семинарских занятий по теме «Структурно-функциональные единицы паренхиматозных органов: морфология и функционирование». Они будут востребованы для углубления и интеграции междисциплинарных знаний, а также полезны для студентов заочного отделения при самостоятельной подготовке контрольных работ по биологии человека и гистологии. Пособие направлено на формирование у выпускников общих профессиональных компетенций ОПК-4:

- способность применять на практике принципы структурной и функциональной организации биологических объектов;
- знание механизмов гомеостатической регуляции;
- владение основными физиологическими методами анализа и оценки состояния живых систем.

В пособии рассматриваются общий план организации СФЕ паренхиматозных органов, раскрываются принципы их строения и работы. Представлены материалы по СФЕ печени, поджелудочной железы, легкого, почки и яичка. Предлагаются контрольные вопросы и задания для организации самостоятельной работы студентов. Формулировки этих вопросов и заданий носят проблемный характер, а формы разнообразны: это тестовые и ситуационные задачи, заполнение сравнительных таблиц, выполнение письменных заданий и рисунков в рабочей тетради. В целом, подходы к организации самостоятельной работы ориентированы на мотивацию студентов к поиску дополнительных источников информации для решения поставленных задач.

Каждому паренхиматозному органу посвящена отдельная глава, содержание которой раскрывается по единому плану:

- биометрия органа у человека;
- расположение в организме;
- морфология органа;
- его кровоснабжение и иннервация;
- структурно-функциональные единицы и микроанатомия органа;
- функции органа;
- вопросы и задания для организации самостоятельной работы студентов.

Изложение материалов пособия строится с учетом уровней организации живых систем и принципа «от общего – к частному»: от макроанатомии паренхиматозного органа – к его микроанатомии, СФЕ и функционированию у человека. В СФЕ паренхиматозных органов описываются соединительнотканная строма, рабочий компонент, микроциркуляторное русло, регуляторно-трофический, информационный и обменный компоненты.

Содержание представляемых материалов сопровождается рисунками и схемами. Различный формат шрифта позволит студентам лучше структурировать и воспринимать текст. Для обозначения структуры текста и выделения его плана введены заголовки, выполненные в полужирном

форматировании. В самом тексте полужирный шрифт подчеркивает отдельные компоненты в одном блоке информации. Форматирование полужирным курсивом, как правило, означает первое упоминание и/или формулировку нового или сложного термина, на который студенту нужно обратить внимание, чтобы внести его в личный глоссарий.

Содержание учебно-методического пособия формировалось на основе разных открытых источников, и, прежде всего, базовых, рекомендованных и допущенных учебно-методическим объединением по классическому университетскому образованию учебников для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению «Биология».

Автор выражает глубокую благодарность доктору биологических наук, профессору, заслуженному деятелю науки Российской Федерации, основателю (1988 г.) и заведующему кафедрой морфологии и экологии животных Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского *Геннадию Викторовичу Шляхтину* за консультативную помощь и редактирование материалов данного учебно-методического пособия.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

ГЛАВА 1. ОБЩИЙ ПЛАН ОРГАНИЗАЦИИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ ОРГАНОВ

Спланхнология (от греч. *splanchna* – «внутренности») – учение о внутренних органах. Внутренностями (*viscera*) называют органы, которые преимущественно расположены в полостях тела: грудной, брюшной и тазовой. Некоторая часть органов, относящихся к внутренностям, расположена в области головы и шеи. Внутренности часто называют органами растительной жизни, так как они выполняют жизнеобеспечивающие функции: дыхания, питания, выделения, обмена веществ и размножения. Функциональная роль внутренних органов осуществляется через непосредственный контакт внутренней среды организма с внешней средой и обмен веществ между ними.

Внутренние органы относятся к пяти системам: пищеварительной, дыхательной, мочевыделительной, мужской и женской половых систем. Большинство анатомов к внутренностям также относят железы внутренней секреции, при этом данным органам в анатомии человека посвящается самостоятельный раздел – эндокринология.

Среди внутренних органов выделяют полые и паренхиматозные органы. **Полые (трубчатые) органы** имеют полость, окруженную стенкой, состоящей из внутренней, средней и наружной оболочек (например, желудок, трахея, маточная труба, мочеточник). **Паренхиматозные органы** – внутренние органы, которые состоят из **стромы** – соединительно-тканного каркаса, и **паренхимы** – основного вещества со специфическими для органа функциями. Паренхима состоит из сложно организованных **структурно-функциональных единиц** (СФЕ), представляющих собой обособленные объединения клеток и других гистологических элементов, способных выполнять основную функцию органа. СФЕ почки – это нефрон, печени – печеночная долька, легкого – легочный ацинус, яичка – долька яичка.

Непаренхиматозные органы в настоящее время также рассматриваются в плане строения СФЕ: в костях – остеон; тонкой кишке – комплекс «криптиворсинка»; щитовидной железе – тиреон; миокарде – кардион; гладкой мышечной ткани – мион – комплекс, включающий группу миоцитов, иннервируемых отдельным нервным волокном.

В связи с тем, что органы полифункциональны, поэтому в них могут быть выделены несколько различных СФЕ. Так, в структуре поджелудочной железы известно, как минимум, два типа СФЕ: экзокринный ацинус (гландулон), обеспечивающий секрецию ферментов и электролитов панкреатического сока, а также островок Лангерганса – эндокринная единица железы, продуцирующая комплекс гормонов и полипептидов, среди которых – инсулин, соматостатин и глюкагон (см. главу 3).

Начиная с конца IX в. в гистологии и анатомии развивались представления о строении СФЕ. Дж. Баркрофт (1937) ввел в анатомию принципы архитектуры функциональных единиц и их физиологии, согласно которым в органах используется множество однотипных структурных

элементов, совокупно выполняющих общую для них функцию. Одним из первых обобщил данные о структурно-функциональном элементе органов, включающем специфические клетки, выполняющие его основную функцию, соединительную ткань и микроциркуляторное русло, предложил А. М. Чернух в 1975 г (Курзанов, 2014). В. И. Козлов (1985) сформулировал представление о структурно-функциональном элементе (модуле) как гистофизиологической микросистеме, специфичной для каждого органа. В этом модуле устанавливается стабильный характер взаимоотношений между специализированными клетками, микрогемодиализацией, микролимфооттоком, межклеточным веществом, ультрациркуляцией тканевой жидкости и регуляторными структурами. Н. Н. Шмальгаузен (1947) рассматривал в качестве признака прогрессивной эволюции паренхиматозных органов *полимеризацию*, связанную с увеличением числа однородных компонентов органа (СФЕ). Многократное дублирование СФЕ, совокупно выполняющих общую для них функцию, повышает функциональные и компенсаторные возможности органа, а также показывает его полимерное и политканевое строение. Строение СФЕ продолжает активно изучаться. Например, в 1883 г была описана печеночная долька – СФЕ печени, которая позже стала называться классической (Милуков, Муршудова, 2014). Однако в конце XX в. была предложена схема альтернативного ацинарного строения печеночной паренхимы (см. главу 2).

В настоящее время в строении СФЕ выделяют комбинацию нескольких модулей (компонентов), функционирующих согласованно:

1. **Соединительнотканная строма** – мягкий опорный каркас, образованный волокнистыми соединительными тканями. Строма паренхиматозных органов включает капсулу, от которой внутрь отходят перегородки – *трабекулы* или *септы*, что приводит к разделению органа на доли и дольки. Через капсулу по трабекулам внутрь органа проникают питающие его кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервы. По этим же соединительно-тканым перегородкам из органа выходят лимфатические и выводные протоки, выносящие продукты секреции и обмена веществ.

2. **Рабочий компонент СФЕ** – система специфических клеток органа, выполняющая его основные функции. Например, в печеночной дольке – *гепатоциты*; легочном ацинусе – *пнеumoциты*; дольке яичка – *сперматогенные клетки*; нефроне – *нефроциты*.

3. **Микроциркуляторное русло** – совокупность кровеносных и лимфатических микрососудов, которая обеспечивает оптимальный кровоток и лимфатический отток. Гемодиализаторное русло в тканях состоит из артериол, прекапилляров, капилляров, посткапилляров и венул. При этом транспорт веществ и газов осуществляется только через главное обменное звено – капилляры. Лимфатические капилляры начинаются слепо, участвуют в формировании лимфы из тканевой жидкости и осуществляют ее отток от тканей. Для того чтобы понимать, как строится микроциркуляция в СФЕ важно знать, как осуществляется макроциркуляция, т. е. по каким

сосудам орган получает кровь, а по каким из него осуществляется венозный и лимфатический оттоки.

С участием микроциркуляторного русла также формируются **гистогематические барьеры** паренхиматозных органов – комплекс физиологических механизмов и структур, находящихся между кровью и тканевой жидкостью, регулирующих обменные процессы между кровью и тканями, тем самым обеспечивая постоянство состава и физико-химических свойств тканевой жидкости, а также задерживающих переход в нее чужеродных веществ из крови.

4. Регуляторно-трофический, информационный и обменный компоненты СФЕ. В основе их строения – межклеточное вещество и интерстициальная (тканевая) жидкость. Межклеточное вещество образуется соединительнотканью клетками (например, фибробластами) и включает коллагеновые, эластические и ретикулиновые волокна, а также аморфное вещество. Тканевая жидкость с присутствующими в ее составе органическими и неорганическими веществами представляет собой продукт выхода плазмы через гемокапилляры в межклеточные пространства. Этот тканевой компонент обеспечивает обменные и трофические функции СФЕ. Количество образующейся в тканях жидкости может составлять до 20 л в сутки. Из этого объема 17 л возвращается обратно в кровь, а 3 л поступает в лимфу. В межклеточное пространство от секретирующих клеток поступают разные белки и полипептиды, нейромедиаторы, ферменты, гормоны, ростовые факторы, цитокины, гепарин и гистамин, а также другие сигнальные молекулы и биологически активные вещества-регуляторы.

5. Эндокринные, нейроэндокринные и иммунокомпетентные клетки синтезируют клеточные и гуморальные антитела и гормоны. Они определяют межклеточное взаимодействие, в том числе взаимное узнавание элементов СФЕ, контролируют иммунную защиту, кооперацию функций, пролиферацию и дифференцировку входящих в ее состав клеток. Этот компонент выполняет роль местного иммунного и гуморального регулятора.

В 1968 г английским гистохимиком Э. Пирсом была выдвинута концепция о функционировании в составе органов и тканей особой высокоорганизованной диффузной системы эндокринных клеток – **APUD-системы**. Это комплекс разбросанных по организму эндокринных секретирующих клеток (апудоцитов), имеющих общее с нейронами происхождение. Они синтезируют, накапливают и выводят биогенные агландулярные (т. е. не происходящие из желёз внутренней секреции) амины и/или пептидные гормоны на основе аминокислот. Эти гормоны оказывают как местные (паракринные), так и дистанционные (эндокринные), влияния на различные структуры организма. APUD-систему также называют «диффузной нейроэндокринной системой», в противопоставление «гландулярной эндокринной системе», т. е. эндокринной системе, состоящей из желёз внутренней секреции. **Апудоциты** обнаружены в поджелудочной и щитовидной железах, печени, почках, половых железах, в эпителиальной

ткани слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта, воздухоносных путей и легких.

Примером системы иммунокомпетентных клеток в строении СФЕ является **макрофагическая система** (ретикуло-эндотелиальная система, РЭС, или система макрофагов). Она представляет собой совокупность клеток моноцитарного ряда миелопоэза, которые происходят из промоноцитов красного костного мозга и моноцитов крови (Липунова, Скоркина, 2014). Все эти клетки были названы И. И. Мечниковым «профессиональными фагоцитами», так как они способны к активному фагоцитозу, выходу из кровеносного русла и миграции в тканях. Макрофаги участвуют в формировании внутриорганного иммунитета, выполняют барьерную функцию и функцию обмена веществ, участвуют в поддержании постоянства внутренней среды организма.

Органами особой концентрации клеток макрофагической системы являются селезенка, лимфатические узлы и красный костный мозг. В разных органах к клеткам макрофагической системы относятся: **гистиоциты** – макрофаги рыхлой соединительной ткани (фагоцитируют компоненты межклеточного вещества); **клетки Купфера** – клетки синусоидальных капилляров печени (фагоцитируют нефункциональные клетки крови и гемоглобин); **альвеолярные макрофаги** легких – макрофаги или пылевые клетки, фагоцитирующие частицы пыли; а также **глиальные макрофаги** нервной ткани (микроглия), **остеокласты** костной ткани и **фиброкласты**, фагоцитирующие в волокнистых тканях компоненты волокон и ряд других.

6. Нервный компонент включает отростки нервных клеток, нервные волокна, рецепторные и эффекторные нервные окончания. Они иннервируют как паренхиматозные клетки (рабочую часть), так и микроциркуляторное русло СФЕ. Иннервация может осуществляться как по синаптическому, так и по бессинаптическому типу. В последнем случае нейромедиатор выделяется нервными окончаниями в межклеточное пространство, тканевую жидкость и окружающую соединительную ткань, а затем диффундирует в них, достигая клеток-мишеней. Бессинаптическая диффузная передача сигнальных молекул является филогенетически более древним способом межклеточного взаимодействия по сравнению с синаптической передачей.

Таким образом, паренхиматозный орган – это иерархическая политканевая система, образованная несколькими тесно взаимодействующими в выполнении специфических органных функций типами тканей и их комплексов – СФЕ.

ГЛАВА 2. ПЕЧЕНЬ: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ

Биометрия печени человека

Печень является самым крупным органом у человека. Относительные размеры и масса печени подвержены значительным колебаниям в зависимости от возраста. Длина печени у взрослого человека составляет 20 – 30 см, ширина – 10 – 21 см, высота колеблется от 7 до 15 см. Ее масса в среднем равна 1500 г, что составляет 1/36 часть массы тела человека. Эту величину рассматривают как нижнюю границу нормы при диапазоне колебаний в пределах 20 – 60 г на 1 кг массы тела.

Расположение в организме

Печень занимает значительную часть брюшной полости, расположена в правом подреберье непосредственно под диафрагмой. У взрослого человека небольшая часть этого органа заходит влево от срединной линии тела. Верхняя граница печени совпадает с проекцией диафрагмы. По срединной линии верхняя граница печени проходит на уровне соединения грудины с мечевидным отростком, а слева достигает уровня хряща VI ребра. Верхняя поверхность, прилегающая к диафрагме, выпуклая, а нижняя – имеет ряд вдавлений от органов, к которым прилежит. Печень у новорожденных и детей первого месяца жизни занимает 1/2 или 1/3 брюшной полости, составляя 1/20 массы тела. Сзади печень прилежит к X – XI грудным позвонкам, к ножкам диафрагмы, брюшному отделу пищевода, аорте и правому надпочечнику. Нижней своей поверхностью печень соприкасается с желудком, двенадцатиперстной кишкой, правой почкой, поперечной ободочной кишкой. Нижний передний край печени острый, отделяет верхнюю и нижнюю поверхности друг от друга. В норме он не должен выходить за край правой реберной дуги.

Морфология печени

Печень имеет мягкую консистенцию, красно-бурый цвет. Поверхность печени блестящая, гладкая, покрыта брюшиной со всех сторон, за исключением небольшого участка на задней ее поверхности. По форме печень – достаточно изменчивый орган: выделяют продолговатую (длина на треть и более превышает поперечник), широкую (имеется равенство этих размеров), треугольную и неправильную формы, которые влияют на формирование морфологии ее долей, сегментов, характер ветвления и диаметр кровеносных сосудов.

На печени различают 2 поверхности: передне-верхнюю – **диафрагмальную**, выпуклую, которая соответствует вогнутой форме диафрагмы, и задне-нижнюю – **висцеральную**, которая уплощена и несет на себе ряд вдавлений от прилежащих внутренних органов (рис. 1).

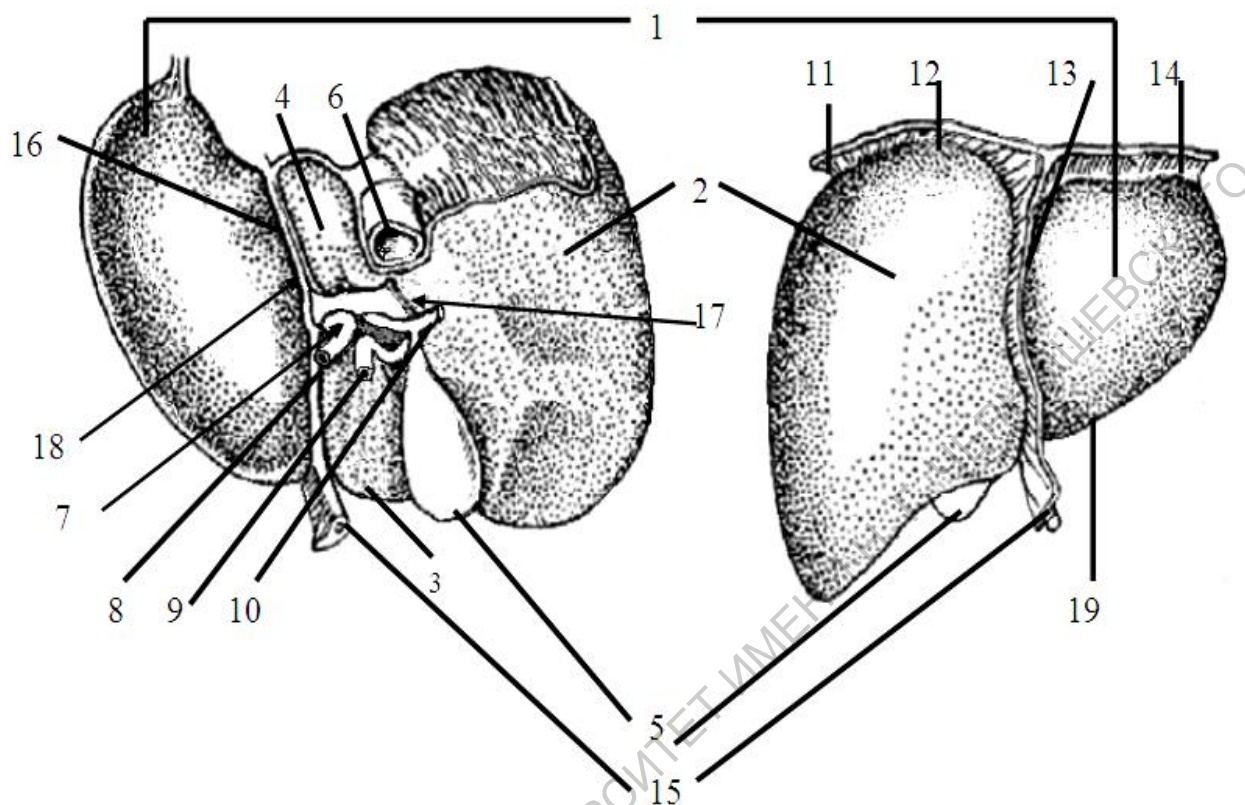


Рисунок 1 – Морфология печени человека (по А. А. Гладышевой, 1977).

А – висцеральная поверхность. Б – диафрагмальная поверхность :

- 1 – левая доля; 2 – правая доля; 3 – квадратная доля; 4 – хвостатая доля;
 5 – дно желчного пузыря; 6 – нижняя полая вена; 7 – ворота печени в поперечной борозде;
 8 – печеночная артерия; 9 – воротная вена; 10 – общий печеночный проток;
 11 – правая треугольная связка; 12 – венечная связка;
 13 – серповидная (поддерживающая) связка; 14 – левая треугольная связка;
 15 – круглая связка; 16 – венозная связка; 17 – правая сагиттальная борозда;
 18 – левая сагиттальная борозда; 19 – передний край печени

Паренхима печени покрыта тонкой прочной фиброзной оболочкой – **глиссоновой капсулой**. Капсула на висцеральной поверхности вместе с сосудами входит в вещество печени и продолжается в тонкие прослойки соединительной ткани, окружающие печеночные дольки. Брюшина, переходя с диафрагмы на печень, образует крупные **связки печени**: **серповидную связку** (на диафрагмальной поверхности разделяет правую и левую доли); **венечную связку** (идет фронтально и соединяется с задним краем серповидной связки); **правую и левую треугольные связки** (являются боковыми расширениями венечной связки); **круглую связку** (расположена на нижнем свободном крае серповидной связки и является рудиментом пупочной вены плода); **венозную связку** (представляет собой заросший венозный проток, который у плода соединял пупочную вену с нижней полой веной). Связочный аппарат стабилизирует положение печени в брюшной полости.

Анатомически у печени выделяют две доли – **правую** и **левую**. Правая доля почти в 6 раз крупнее левой. На диафрагмальной поверхности правая

доля отделена от левой серповидной связкой, а на висцеральной поверхности границей между этими долями спереди является борозда круглой связки, сзади – щель венозной связки. На висцеральной поверхности печени, в пределах ее правой доли, выделяют два небольших сегмента: **хвостатую** и **квадратную доли**.

На висцеральной поверхности печени располагаются две **продольные борозды** – **правая** и **левая**, идущие спереди назад, а между ними лежит **поперечная борозда**. В переднем отделе правой продольной борозды помещается желчный пузырь, а в заднем отделе – нижняя полая вена, в которую открываются печеночные вены, выносящие кровь из печени. Поперечная борозда нижней поверхности называется **воротами печени**, в состав которых входят воротная вена, печеночная артерия и нервы печени, а также общий печеночный проток и печеночные вены. По общему печеночному протоку из печени оттекает желчь. Этот проток соединяется с протоком желчного пузыря, образуя один **общий желчный проток**, открывающийся вместе с протоком поджелудочной железы на большом дуоденальном (фатеровом) сосочке в нисходящей части двенадцатиперстной кишки.

Кровоснабжение и иннервация печени

Важнейшее значение печени в обмене веществ определяется тем, что она является «большой промежуточной станцией» между порталным (воротным) кровообращением и большим кругом кровообращения. В отличие от других органов, кровоснабжение печени осуществляется **воротной веной** и **печеночной артерией**, т. е. приток крови происходит из двух источников.

Первый источник кровоснабжения – воротная вена – входит в печень, несет венозную кровь от непарных органов брюшной полости, в том числе кишечника, селезенки, желудка, поджелудочной железы. В печени воротная вена образует «чудесную венозную сеть». Термины «воротная вена» и «чудесная венозная сеть» указывают на необычное направление транспорта крови из капилляров одного органа (кишечника) в капилляры другого (синусоиды печени). Воротная вена несет венозную кровь, в которой взвешены вещества, в том числе токсические, всосавшиеся в кишечнике. Эта вена образует в печени особое **воротное кровообращение** (рис. 2). Кровь из порталного русла может попасть в систему нижней полой вены, которая несет кровь к сердцу, только пройдя через печень. В воротном кровообращении образуется **2 системы капилляров**: первая – формируется в кишечной стенке, где происходит всасывание продуктов переваривания пищи, вторая – расположена в паренхиме печени, обеспечивая ее обменные и экскреторные функции. Несмотря на большой объем крови, который протекает по воротной вене, скорость кровотока в ее ветвях замедлена, что обусловлено наличием системы сфинктеров в стенке.

Второй источник кровоснабжения печени, – **печеночная артерия**, – является ветвью чревного ствола, отходящего от брюшной части аорты, несет обогащенную кислородом кровь от сердца к печеночным долькам. Однако

печеночная артерия обеспечивает только 20 – 25% общего кровоснабжения печени, в то время как воротная вена – 75 – 80%.

Таким образом, в печени формируется система двойного притока крови, когда по артерии в печень поступает богатая кислородом кровь, необходимая для обеспечения функциональной активности гепатоцитов, а по воротной вене поступают вещества, которые всосались в кровь в стенках желудочно-кишечного тракта, нуждающиеся в детоксикации печеночными клетками.

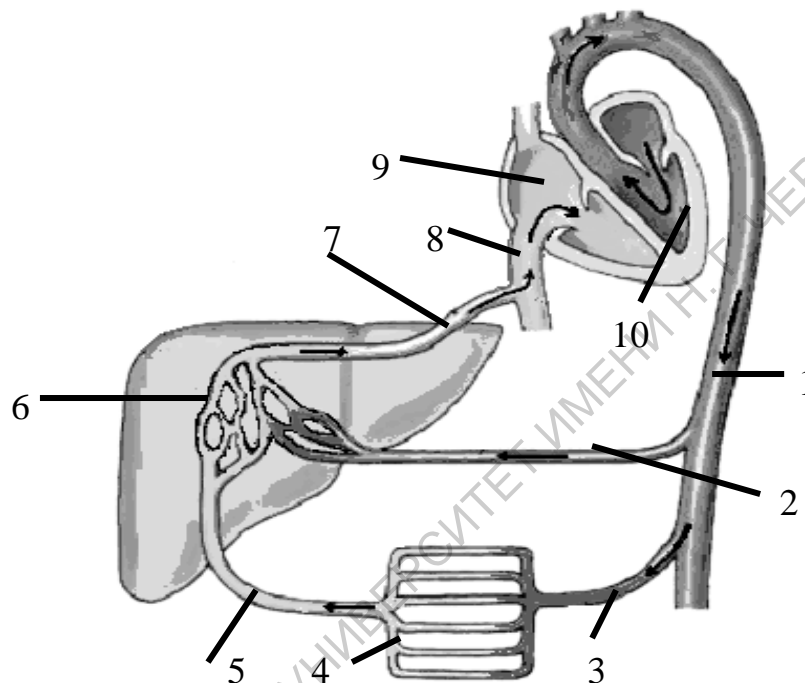


Рисунок 2 – Схема кровоснабжения печени взрослого человека (по Р. Шмидт, Г. Тевс, 2005; с изменениями) :

- 1 – аорта; 2 – печеночная артерия; 3 – артерии пищеварительного тракта;
4 – микроциркуляторное русло пищеварительного тракта (первая система капилляров в воротном кровообращении); 5 – воротная вена;
6 – синусоиды микроциркуляторного русла в печени (вторая система капилляров в воротном кровообращении); 7 – печеночные вены; 8 – нижняя полая вена;
9 – правое предсердие; 10 – левый желудочек

Кровь из двух источников попадает в **синусоиды** – широкие капилляры атипичного строения, формирующие внутри печеночной дольки систему микрососудов, обеспечивающих обменные процессы. Между ветвями воротной вены и печеночной артерии в дольках есть анастомозы, поэтому кровь в синусоидах смешивается. В состоянии покоя около 75% синусоидов выключено из активного кровотока, а во время физической нагрузки наполнение этих сосудов кровью резко увеличивается.

Из синусоидных капилляров, в свою очередь, формируется **центральная вена** дольки печени. Из центральных вен образуются **поддольковые вены**, а затем 2–3 **печеночные вены**, осуществляющие венозный отток из печени в бассейн нижней полой вены, которая несет очищенную печенью венозную кровь к сердцу. Ветви печеночной вены идут

отдельно от других кровеносных сосудов и желчных протоков, что является их отличительным признаком.

Воротная вена и печеночная артерия входят в печень через углубление поперечной борозды на висцеральной поверхности правой доли, называемое **воротами печени**. В состав ворот печени также входят нервы, общий печеночный проток, печеночные вены и лимфатические сосуды.

В целом, за минуту через печень проходит около 1500 мл крови, т. е. четверть сердечного выброса. Через 1 г печеночной ткани в минуту проходит около 0.85 мл крови. В течение часа вся кровь человека несколько раз проходит через синусоидальные капилляры печени. В сутки количество оборотов объема циркулирующей крови через печень составляет 300 – 400. Это дало основание анатомам прошлого назвать печень «самой нагруженной гаванью во всей реке жизни» или «морем жизни».

Иннервация печени осуществляется блуждающими нервами, чревным сплетением и правым диафрагмальным нервом, образующим солнечное сплетение.

Желчевыводящая система печени

Печень представляет собой сложную трубчатую железу. Желчь, которая образуется гепатоцитами печеночных долек, поступает в желчевыводящую систему, корни которой начинаются слепо замкнутыми внутридольковыми желчными протоками (рис. 3). Заключительными структурами желчевыводящей системы печени являются следующие: из каждой доли печени выходят **правый** и **левый печеночные желчные протоки**, образующиеся из желчных протоков более мелких калибров. Правый и левый печеночные протоки соединяются и образуют **общий печеночный проток**. Этот проток объединяется с **пузырным протоком** от желчного пузыря и образует **общий желчный проток**. Данный проток имеет длину в среднем 7 см и вместе с протоком поджелудочной железы открывается на большом (фатеровом) сосочке двенадцатиперстной кишки.

Часть желчи, которая образуется в печёночных дольках, направляется сразу в общий желчный проток и изливается в тонкий кишечник – это печеночная желчь. Однако значительная часть желчи по пузырному протоку возвращается на хранение в желчный пузырь, где концентрируется и становится пузырной желчью. Только после этого пузырная желчь с помощью перистальтических движений желчного пузыря выделяется в кишечник, где она и осуществляет свои функции.

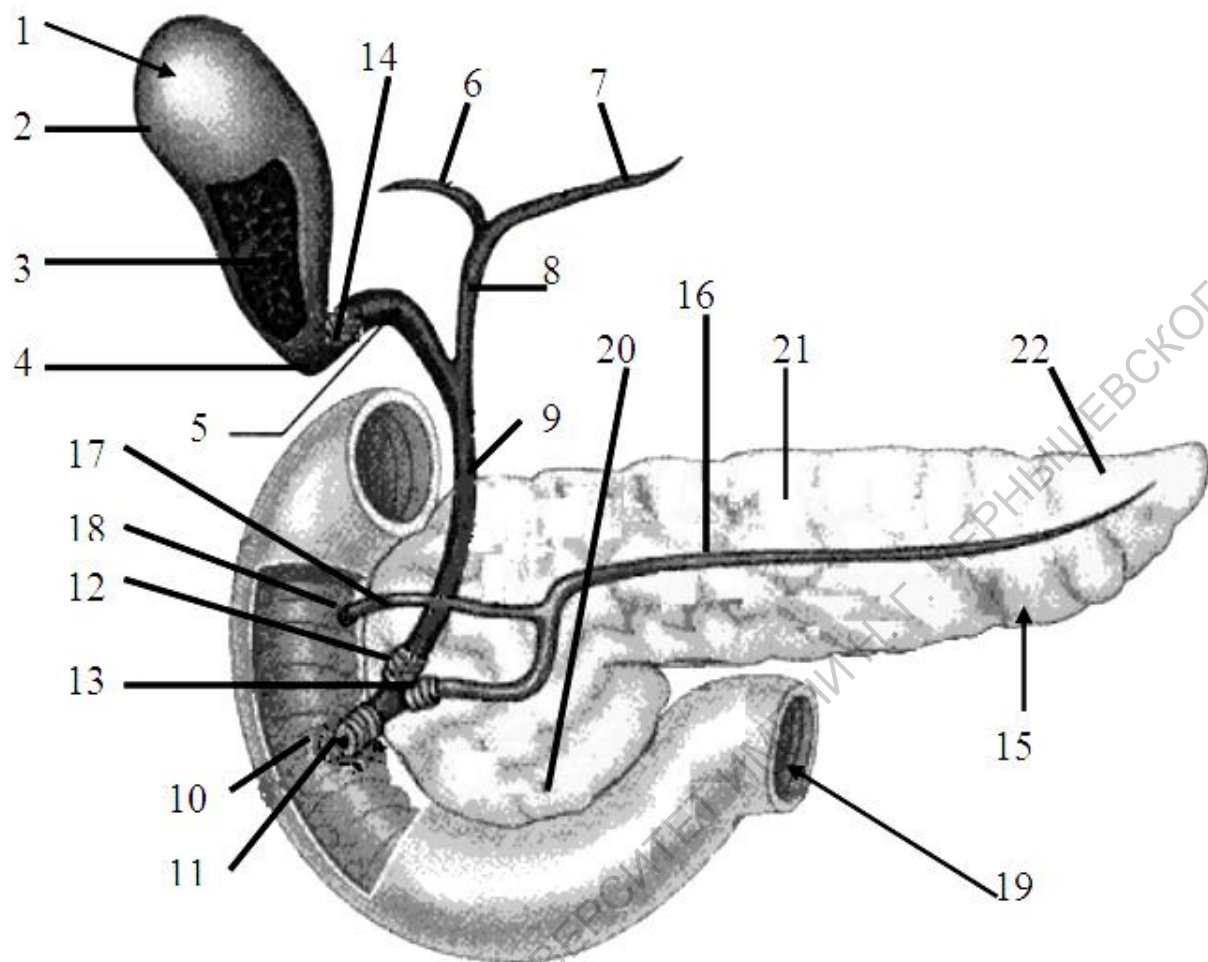


Рисунок 3 – Строение желчевыводящей системы печени и поджелудочной железы
(по М. Р. Сапину, 2008; с изменениями) :

- 1 – желчный пузырь; 2 – дно; 3 – тело желчного пузыря; 4 – шейка; 5 – пузырный проток;
 6 – правый печеночный проток; 7 – левый печеночный проток; 8 – общий печеночный проток;
 9 – общий желчный проток; 10 – большой (фатеров) сосочек двенадцатиперстной кишки;
 11 – фатерова ампула и сложный сфинктер ампулы; 12 – сфинктер общего желчного протока;
 13 – сфинктер панкреатического протока; 14 – сфинктер Люткенса;
 15 – поджелудочная железа; 16 – главный (вирсунгов) панкреатический проток;
 17 – добавочный (санториниев) панкреатический проток; 18 – малый сосочек
 двенадцатиперстной кишки; 19 – двенадцатиперстная кишка; 20 – головка поджелудочной
 железы; 21 – тело поджелудочной железы; 22 – ее хвост

Поступление желчи в желчный пузырь и двенадцатиперстную кишку регулирует сложный **сфинктерный аппарат**. Один из его сфинктеров – внутренний – находится у основания пузырного протока желчного пузыря (**сфинктер Люткенса**). В дистальной части общего желчного протока образуется комплекс из сфинктеров, который имеет общее название **сфинктер Одди**. При отсутствии пищи в желудке и кишечнике сфинктер Одди закрывает устье общего желчного протока, и поэтому желчь, постоянно поступающая из печени, по пузырному протоку попадает в желчный пузырь. Когда пища поступает в кишечник, желчный пузырь сокращается и выбрасывает содержимое в общий желчный проток через открытый сфинктер Одди.

В целом, длинный *путь желчи* во время желчевыделения можно представить следующим образом: внутريدольковые желчные проточки → вокругдольковые желчные проточки (холангиолы) → междольковые желчные протоки → сегментарные желчные протоки → долевого правый и левый печеночные протоки → общий печеночный проток → пузырный проток → желчный пузырь → пузырный проток → общий желчный проток → двенадцатиперстная кишка.

Структурно-функциональные единицы и микроанатомия печеночной ткани

Паренхима печени образована СФЕ – *печеночными дольками*, которые имеют форму шестигранных призм, диаметр которых составляет от 1.0 до 1.5 мм. В печени их насчитывается до 500 тыс. Печеночные дольки включают несколько компонентов (рис. 4).

1. **Соединительнотканная строма дольки:** от фиброзной (глиссоновой) капсулы вглубь печени отходят прослойки соединительной ткани, разделяющие паренхиму печени на доли, сегменты и печеночные дольки. Капсула образована плотной волокнистой соединительной тканью и покрыта серозной оболочкой с трех сторон (печень лежит в брюшной полости мезоперитонеально). Межсегментарная и междольковая строма представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью.

2. **Рабочий компонент:** дольку печени образуют рабочие печеночные клетки – *гепатоциты*, расположенные тяжами из двух рядов – *печеночными балками (печеночными трабекулами)*. Балки расходятся радиально от центральной вены. Печеночная долька содержит сотни тысяч гепатоцитов.

Гепатоциты имеют неправильную многоугольную форму и полярную организацию. Различают *билиарную (желчную) поверхность* гепатоцита, обращенную в просвет желчного капилляра, и *васкулярную (кровенную) поверхность* – в сторону синусоидного капилляра. Обе поверхности несут микроворсинки, увеличивающие функциональную площадь поверхности мембран этих клеток. Через васкулярную поверхность происходит двусторонний обмен веществами: одни из них поступают из крови в гепатоциты, а такие как синтезированные в печени мочевины, альбумины, глобулины поступают в кровь. Через билиарную поверхность осуществляется только односторонний ток желчи из гепатоцитов в желчные капилляры. Благодаря наличию плотных контактов между гепатоцитами одного ряда, компоненты желчи и крови не перемешиваются.

В центральной части цитоплазмы печеночной клетки лежит одно-два округлых ядра. Некоторые из них представляют собой крупные, полиплоидные ядра. В них легко обнаруживаются ядрышко, гетерохроматин и преобладающий эухроматин, что свидетельствует о высокой функциональной активности ядра. Число клеток с полиплоидными ядрами

увеличивается с возрастом и может достигать в старости 80%. В цитоплазме гепатоцитов хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, участвующая в синтезе белков. Метаболизм углеводов связан с гладкой эндоплазматической сетью, которая рассеяна в цитоплазме в виде трубочек и пузырьков. Вблизи этих элементов гладкой эндоплазматической сети выявляются гранулы гликогена и липидов. Количество включений в гепатоцитах зависит от фазы пищеварения. После приема пищи резко возрастает количество гликогена, увеличивается число липидных включений. Липиды (нейтральные жиры, фосфолипиды, холестерин и др.) составляют около 5% массы печени. При выраженном ожирении у человека содержание липидов в гепатоцитах может достигать 20% от массы органа, а при жировом перерождении печени (гепатозе) количество липидов в этом органе может составлять 50% от сырой массы.

3. **Микроциркуляторное гемокapиллярное и желчекапиллярное русло:** в центре печеночной долики находится *центральная печеночная вена* – первичный венозный коллектор. К центральной вене от периферии долики сходятся широкие кровеносные капилляры – *синусоиды*. Они располагаются радиально, между печеночными балками, разделяя их. Синусоидные капилляры являются ветвями *вокpугдопьковой артерии* и *вокpугдопьковой вены*, которые в свою очередь представляют собой боковые разветвления *междольковых артериол* и *венул*. Эти междольковые сосуды расположены между печеночными дольками и входят в состав так называемых *междольковых триад* или *портальных зон*. В триадах междольковые венула и артериола представляют собой результат ветвления воротной вены и печеночной артерии, входящих в печень. В состав триады также включен междольковый желчный проток, в который из печеночной долики собираются внутpидольковые желчные протоки.

Кровь по синусоидам течет от периферии к центру долики. Покидая долику, центральная вена становится *поддопьковой*. Поддопьковые вены собираются в *собирательные вены*, а те в свою очередь – в 2 – 3 *печёночные вены*, выносящие кровь из печени в *нижнюю полую вену*. Таким образом образуется гемоциркуляторная система печени, участвующая в формировании ключевых функций этого органа. В течение часа вся кровь человека несколько раз проходит через синусоидальные капилляры печени.

В отличие от кровеносных капилляров с другой локализацией в организме синусоиды между печеночными балками шире и более изменчивы по калибру. На всем протяжении синусоидов базальная мембрана – обязательный компонент других капилляров – отсутствует. Так как эти микрососуды образованы венами, а также артерией, они представляют собой пример нетипичной «*чудесной венозной сети*» печени.

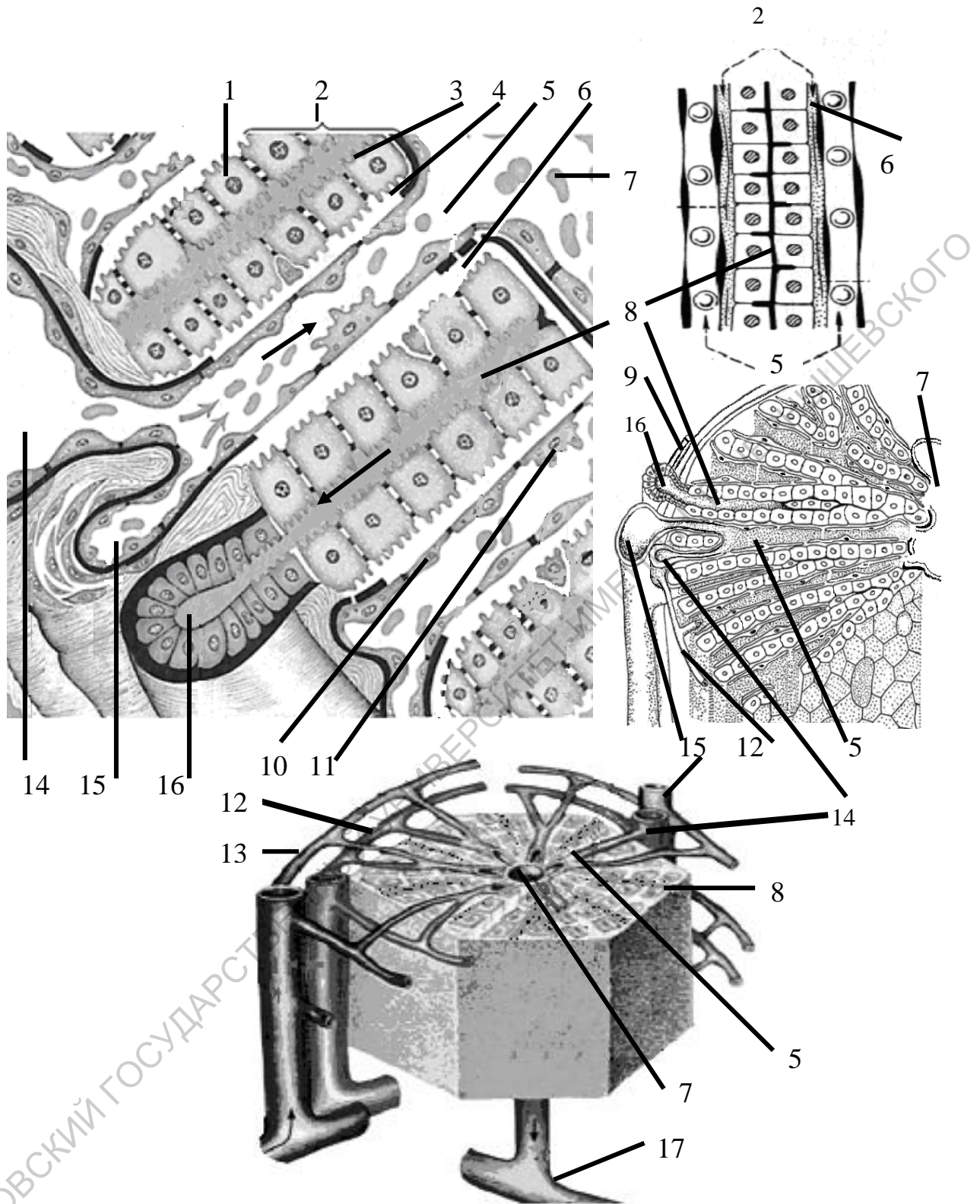


Рисунок 4 - Строение печеночной дольки (4 схемы с разным масштабом)

(по М. Р. Сапину, 2008; с изменениями) :

- 1 – гепатоцит; 2 – печеночная балка; 3 – билиарный край гепатоцита; 4 – васкулярный край гепатоцита; 5 – гемокапилляр (синусоид); 6 – перисинусоидное (периваскулярное) пространство (пространство Диссе); 7 – центральная вена; 8 – внутридольковый желчный капилляр; 9 – вокругдольковый желчный проток; 10 – эндотелиальная клетка; 11 – звездчатый ретикулоэндотелиоцит (клетка Купфера); 12 – вокругдольковая артерия; 13 – вокругдольковая вена; 14 – междольковая вена; 15 – междольковая артерия; 16 – междольковый желчный проток; 17 – поддольковая вена, которая дает начало печеночным венам

Между синусоидным капилляром и гепатоцитами имеется перисинусоидное (периваскулярное) пространство – *пространство Диссе*, в котором скапливаются фильтрующиеся через синусоиды компоненты, а также находятся липоциты – *клетки Ито*. Внутренний эндотелиальный слой синусоидов сильно фенестрирован, к нему прикреплено большое количество макрофагов печени – *клеток Купфера*. На васкулярной стороне, обращенной к пространству Диссе, гепатоциты имеют микроворсинки. Через пространство Диссе и микроотверстия (фенестры) эндотелия отростки гепатоцитов могут проникать в просвет капилляра. Фактически барьера между кровью и гепатоцитами не существует, поэтому нет препятствий для проникновения макромолекул (например, синтезируемых гепатоцитами липопротеинов) из печеночной паренхимы в кровь. Особенности внутридольковой микроциркуляции печени объясняют отсутствие внутридольковых лимфатических капилляров, которые здесь были бы функционально «лишними».

Схематично путь артериально-венозного притока и венозного оттока крови в системе кровообращения печени происходит по следующим отрезкам: печеночная артерия и воротная вена → долевые артерия и вена → сегментарные артерия и вена → междольковые артерия и вена → вокругдольковые артерия и вена → внутридольковый синусоидный капилляр (образуется за счет слияния вокругдольковых артерии и вены) → центральная вена → поддольковая вена → собирательная вена → сегментарная вена → печеночные вены → нижняя полая вена.

Между рядами печеночных клеток внутри печеночных балок находятся слепо замкнутые *внутридольковые желчные протоки*. Они образованы мембранами соседних гепатоцитов и не имеют собственных стенок. Их просвет составляет 0.5 – 1.0 мкм и представляет собой узкую щель между печеночными клетками. Желчные капилляры не сообщаются с другими межклеточными пространствами, и в норме желчь не проникает в кровь. Во внутридольковые желчные протоки поступает желчь, образованная гепатоцитами. Это корни желчевыводящей системы печени. Ток желчи во внутридольковых желчных протоках происходит в направлении от центра печеночной дольки – к ее периферии, т. е. в направлении, противоположном току крови по синусоиду. Выходя из дольки, они впадают в вокругдольковый желчный проток – *холангиолу*, а затем – в *междольковые желчные протоки*.

Как отмечалось ранее при описании макроанатомии и кровоснабжения печени, междольковый желчный проток, артерия (ветвь печеночной артерии) и вена (ветвь воротной вены) образуют *печеночную междольковую триаду*. На периферии каждой дольки находится несколько таких печеночных триад. Примечательно, что вена в триаде по диаметру в 3 – 4 раза больше, чем артерия.

4. **Регуляторно-трофический, информационный и обменный компоненты СФЕ:** внутри печеночных долек на внутренней поверхности синусоидов имеются структурные *эндотелиоциты* (60%), которые с помощью плотных контактов образуют синцитий, а также звездчатые клетки – клетки Купфера (40%). Специализированные макрофаги печени –

звездчатые клетки Купфера – участвуют в фагоцитозе и защищают гепатоциты от токсических влияний. Эти клетки формируют эффективную систему фильтрации частиц, и поэтому практически ни одной бактерии из желудочно-кишечного тракта не удается пройти с кровью воротной вены в системный кровоток. Киносъемка фагоцитоза клетками Купфера показала, что фагоцитоз одной бактерии осуществляется менее чем за 1/100 с. Клетки Купфера также включают большие фаголизосомы, которые часто содержат отжившие свой срок эритроциты, включения соединений железа и инородные частицы.

В перисинусоидных пространствах Диссе часто обнаруживаются клетки Ито, имеющие небольшие размеры и множество отростков, а также содержащие в цитоплазме мелкогранулярные липидные включения, содержащие в основном витамин А. Эти клетки имеют мезенхимальное происхождение и являются аналогами фибробластов. Они способны к синтезу коллагена, могут активироваться и превращаться в миофибробласты, участвуют в процессах роста и пролиферации гепатоцитов, развитии цирроза, регулируют величину просвета в синусоидных капиллярах и желчных протоках, тем самым регулируя кровоток и лимфоотток.

Периферические и центральные области печеночных долек выполняют разные функции. Гепатоциты этих областей гетерогенны, т. е. отличаются по морфологии, содержат разное количество пигментов, гликогена, нуклеиновых кислот, отличаются набором ферментов, степенью их активности и функциям. Так, печеночные клетки периферической зоны более интенсивно осуществляют накопление различных веществ, участвуют в метаболизме билирубина и экскреции в желчные пути компонентов желчи. При их повреждении нарушаются метаболические функции дольки, при этом неповрежденные гепатоциты компенсируют функцию пострадавших печеночных клеток. Богатая кислородом кровь в первую очередь омывает именно периферические гепатоциты печеночной дольки. Здесь активнее протекают пиноцитоз и поглощение нутриентов из портальной крови, метаболизм протеинов и синтез плазменных белков, экскреция холевой кислоты и билирубина. Гепатотоксины, поступающие по системе воротной вены, также сильнее действуют на периферии печеночной дольки, в то время как токсические вещества, поступающие по системе печеночной артерии, оказывают повреждающее действие на всем протяжении синусоида.

Гепатоциты, расположенные вокруг центральной вены, крупнее периферических. Центральные гепатоциты находятся в худших условиях оксигенации, поэтому в большей степени подвергаются гипоксии, чем периферические клетки. В них более интенсивно происходят гликолиз, усвоение глюкозы и детоксикация аммиака. Именно изменения в гепатоцитах, расположенных вокруг центральной вены, инициируют многие патологические процессы в печеночной ткани, в том числе цирроз печени.

Альтернативные модели организации структурно-функциональных единиц печени

Как отмечалось в главе 1, существует несколько альтернативных подходов к выделению СФЕ печени (рис. 5 и 6). Это связано с тем, что в печеночной паренхиме можно условно выделить несколько функциональных центров. Печеночную дольку традиционно называют «классической» или «гексагональной» СФЕ печени. Однако наряду с классической печеночной долькой также выделяют *простой печеночный ацинус Раппопорта* и *портальную дольку* (Милюков, Муршудова, 2014).

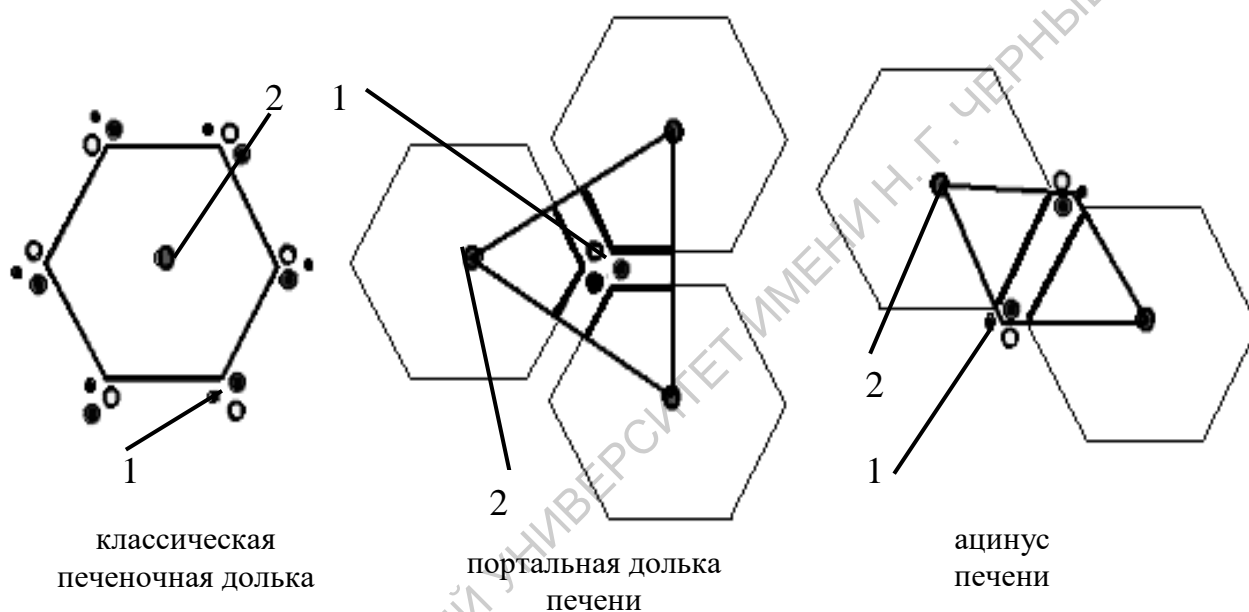


Рисунок 5 – Модели организации структурно-функциональных единиц печени – классической и портальной долек, а также простого печеночного ацинуса Раппопорта (по Б. А. Никитюку, В. П. Чтецову, 1990; с изменениями) :

1 – печеночная триада – междольковая артерия, междольковая вена и междольковый желчный капилляр; 2 – центральная вена

Простой печеночный ацинус Раппопорта образован сегментами двух соседних классических печеночных долек (рис. 6). Это мельчайшие, неоднородные участки паренхимы, имеющие форму тутовой ягоды и средний диаметр 0.25 – 0.5 мм. На гистологическом препарате он выглядит как ромб, в острых углах которого расположены центральные вены, а в тупых – печеночные триады. Обычно терминальные ветви воротной вены делятся на три расходящихся в разные стороны осевых синусоида – участки вокругдольковых вен. Именно они представляют центральную ось ацинуса. От осевого синусоида как маленькие веточки внутрь дольки отходят внутридольковые синусоиды, между которыми располагаются печеночные балки. Представление об ацинусе печени основано на том, что кровь, двигаясь из печеночной артерии и воротной вены, прежде чем попасть в синусоиды, направляется в ветви осевых синусоидов.

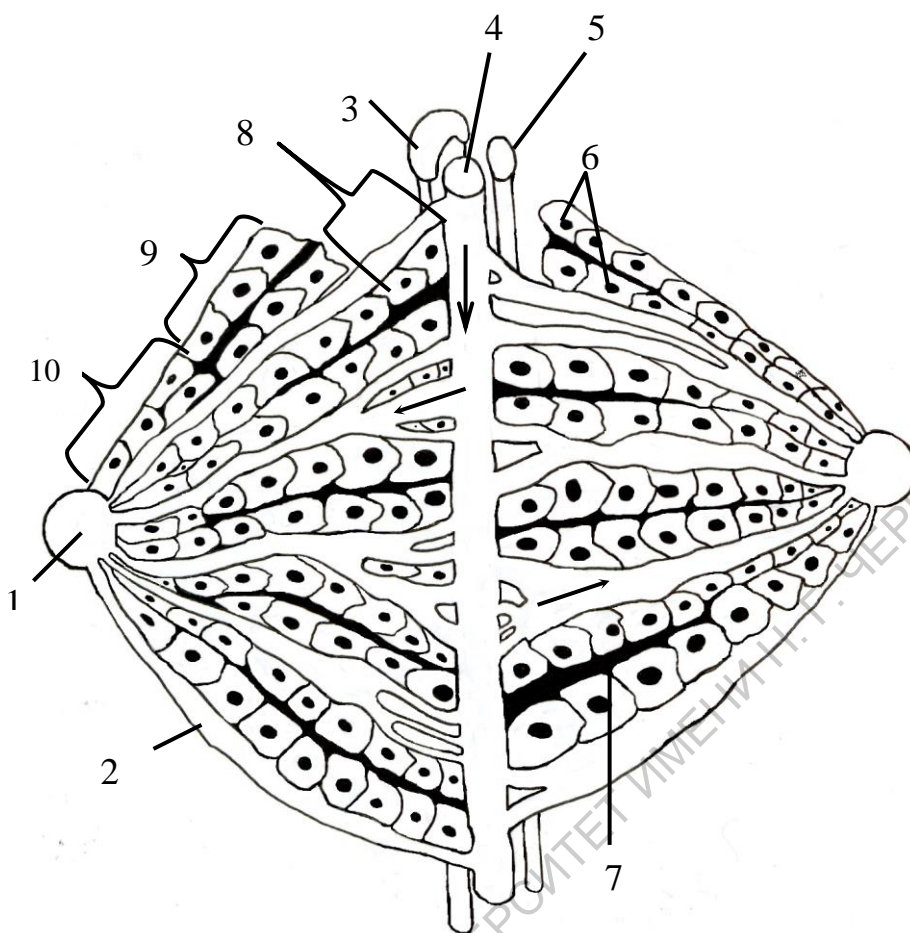


Рисунок 6 – Ацинус печени (рисунок автора) :

- 1 – центральная вена; 2 – синусоид, по которому кровь течет к центральной вене;
 3 – междольковая вена; 4 – междольковая артерия; 5 – междольковый желчный капилляр;
 6 – гепатоциты в печеночной балке; 7 – внутريدольковый желчный капилляр;
 8 – зона 1, зона оптимального кровоснабжения; 9 – зона 2 – переходная зона;
 10 – зона 3 – зона недостаточного кровоснабжения

Как отмечалось ранее при описании строения классической печеночной дольки, в соответствии с условиями кровоснабжения и по мере удаления от междольковых сосудов в простом ацинусе выделяют **три зоны** печеночных клеток. **Первая зона** представлена клетками, лежащими вблизи осевых синусоидов ацинуса: они находятся в оптимальных условиях кровоснабжения по сравнению с двумя другими зонами. В то же время эти клетки первыми вступают в контакт с вредными веществами – гепатотоксинами, поступающими с током крови из кишечника, и поэтому менее устойчивы к действию этих повреждающих факторов. **Вторая зона** представлена клетками, расположенными в среднем течении синусоида и в ухудшающихся условиях кровоснабжения. В условиях недостаточного кровоснабжения находятся центральные гепатоциты **третьей зоны**, расположенной вокруг центральной вены. Здесь снижается давление кислорода в крови. Несмотря на то, что в этой зоне из крови постепенно удаляются гепатотоксичные вещества, гепатоциты третьей зоны оказываются наименее устойчивыми к любым повреждениям.

Портальная печеночная долька включает сегменты трех соседних классических долек и на препарате представляет собой треугольник, на вершинах которых находятся центральные вены, а в центре – печеночная триада. Число портальных долек в 2 раза больше количества классических, что показывает намного большее число терминалей воротной вены. В портальной долке отток желчи происходит в направлении к ее функциональному центру – триаде, в состав которой входит междольковый желчный проток.

Функции печени

1. Участие в теплообмене.

Свое название печень получила от слова «печь», так как в ней самая высокая температура по сравнению с другими органами. Печень представляет собой сложнейшую «лабораторию», в которой происходят процессы, связанные с образованием тепла.

2. Синтетическая и анаболическая функции.

В связи с анаболическими и катаболическими функциями печень иногда называют «метаболическим мозгом». Примерами ее функций, связанных с синтезом органических веществ, являются следующие:

2.1. При дезаминировании промежуточных азотсодержащих продуктов белкового обмена в гепатоцитах образуется токсичный аммиак, из которого синтезируется более безопасные для тканей **мочевина** и **мочевая кислота**. Синтез мочевины связан с затратой довольно значительного количества энергии (на образование 1 моль мочевины расходуется 3 моль АТФ). При заболеваниях печени, когда количество АТФ в гепатоцитах уменьшено, синтез мочевины нарушается, а в сыворотке крови может обнаруживаться аммиак.

2.2. Печеночные клетки из свободных аминокислот синтезируют большинство протеинов плазмы крови – практически весь **альбумин**, основную массу **α -** и значительную часть **β -глобулинов**. Например, печень здорового человека может ежедневно синтезировать 13 – 18 г альбуминов. При заболеваниях печени содержание альбуминов в сыворотке крови может снижаться на 20%.

2.3. Гепатоциты синтезируют основные белки многофакторной системы свертывания крови (**фибриноген (фактор I)**), **протромбин (фактор II)**), **иконвертин (фактор VII)**). Вместе с другими органами, печень участвует в образовании противосвертывающего вещества **гепарина**.

2.4. **Гликогенез** – превращение в печени глюкозы в гликоген с участием гормона инсулина. В печени также возможен еще один путь образования гликогена – **глюконеогенез**, который происходит под влиянием гормонов коры надпочечников (глюкокортикостероидов) при уменьшении запасов углеводов в крови. Гликоген при данном процессе может синтезироваться из аминокислот и жиров.

2.5. Из жирных кислот, глицерина, фосфорной кислоты и некоторых оснований печень синтезирует важнейшие составные части клеточных мембран – **фосфолипиды**.

2.6. В печени синтезируется 80% **холестерина**, который является важной составной частью плазмы крови, структурным компонентом мембран и цитоплазмы клеток, основным источником синтеза ряда необходимых организму веществ (кортикостероидов, желчных кислот, витамина D и др.). Он является предшественником половых гормонов. Из холестерина также могут синтезироваться желчные кислоты. В обмене холестерина участвуют витамины (аскорбиновая кислота, пиридоксин, цианокобаламин, фолиевая кислота) и полиненасыщенные жирные кислоты. Холестерин переносится в организме кровью в составе белково-жировых комплексов - липопротеинов. Он участвует в создании осмотического давления клетки. За сутки синтезируется 1 г холестерина. Уровень холестерина у человека без проблем со здоровьем составляет не более 4 ммоль/л. Предельно допустимым считается его содержание 230 мг/дл крови.

3. Пищеварительная, желчеобразующая и желчевыделительная функции.

3.1. Гепатоциты синтезируют желчь, т. е. осуществляют **холегенез**. За сутки выделяется 500 – 1500 мл желчи. Благодаря образованию и выведению желчи, печень можно рассматривать как экзокринную трубчатую железу.

Желчь – жидкость зеленовато-бурого цвета, щелочной реакции, содержащая **желчные пигменты** (билирубин и биливердин), **холестерин** и **желчные кислоты** (гликохолиевую, дезоксихолиевую и таурохолиевую). Молекулы желчных кислот имеют такую трехмерную структуру, при которой гидрофильные карбоксильные и гидроксильные группы находятся на одном полюсе молекулы, а гидрофобная часть молекулы (стероидное ядро, метильные группы) – на противоположной. За счет такого полярного строения молекул желчных кислот желчь проявляет как **гидрофильные**, так и **гидрофобные и липофильные свойства**. Желчь действует как детергент: на границе раздела липидной и водной фаз в субстрате желчные кислоты образуют мономолекулярную пленку, в которой гидрофильные группы обращены к водной, а липофильные – к липидной фазе. В водной фазе желчные кислоты образуют упорядоченные агрегаты – **мицеллы**. Внутренняя, липофильная полость такой мицеллы может содержать разные **липиды**.

В кишечнике при помощи желчи и желчных кислот происходит гидролиз триглицеридов на глицерин и жирные кислоты, которые способствуют эмульгированию жира, т. е. превращению его в эмульсию. Эмульгация способствует всасыванию в лимфатические капилляры кишечных ворсинок гидрофобных веществ (липидов, жирных кислот, глицерина, жирорастворимых витаминов). Желчь экстрагирует липиды из пищи в виде **хиломикрон** – крупных комплексов липопротеидов, в состав которых входит образованная триглицеридами середина, оболочка, состоящая из фосфолипидов, к которой крепятся белковые молекулы и

холестерин. Основная функция хиломикронов – транспорт поступающих с пищей жиров от кишечника в лимфу, а затем в кровь и к тканям.

3.2. Желчь из печеночной долики поступает в желчевыводящую систему, которая открывается общим желчным протоком в двенадцатиперстную кишку.

Желчеобразование в печени происходит непрерывно, но отделение желчи (*холерез*) и ее продвижение по желчевыводящей системе (*холекинез*) происходят периодически и рефлекторно зависят от стадии пищеварения в желудке и кишечнике. Уже через 3 – 12 мин. после начала еды рефлекторно усиливается секреция желчи и ее отделение из желчного пузыря при открытом сфинктере Одди. Особенно интенсивно желчь выделяется при поедании смешанной пищи. Ее значительное количество выделяется в ответ на употребление жира, молока, мяса, яичных желтков. В формировании функций печени характерен выраженный суточный ритм; синтез и выделение желчи интенсивнее происходят днем, а гликоген в большом количестве накапливается ночью.

3.3. Желчь влияет на работу кишечника: возбуждает его моторику, стимулирует пролиферацию энтероцитов, увеличивает скорость и качество всасывания веществ через кишечные ворсинки.

3.4. Желчь обладает бактерицидным действием, угнетает развитие кишечной микрофлоры, предотвращает гнилостные процессы в толстой кишке.

3.5. Желчь усиливает действие протеолитических и амилалитических ферментов поджелудочного сока, связывает пепсин (фермент стенки желудка), а также защищает трипсин от разрушения пепсином.

4. Обменная, катаболическая и выделительная функции.

4.1. Печень участвует в обмене веществ, в том числе катаболизме белков и нуклеопротеидов с их расщеплением до аминокислот, пуриновых и пиримидиновых оснований, а затем до образования аммиака. При этом в печени также протекают реакции превращения аминокислот – дезаминирование и переаминирование. *Дезаминирование* – удаление азотсодержащих аминогрупп из аминокислот, что позволяет использовать последние для синтеза углеводов и жиров. *Переаминирование* – это перенос аминогруппы от аминокислоты на кетокислоту с образованием другой аминокислоты.

4.2. Около 7 – 20% желчных кислот, которые синтезируются гепатоцитами, выводится из организма с калом, большая часть всасывается в подвздошной кишке в кровь воротной вены, откуда гепатоциты повторно извлекают желчные кислоты. Таким образом, формируется «кругооборот» желчных кислот.

4.3. Участие печени в пигментном обмене проявляется в выделении с желчью *билирубина*. Билирубин образуется из гемоглобина эритроцитов, разрушающихся в печени. Его синтез происходит под действием фермента *биливердинредуктазы* из *биливердина* – зеленого пигмента, который также является продуктом распада гема – железосодержащей небелковой части гемоглобина эритроцитов. Биливердин и билирубин также могут образовываться в селезенке. В печени, будучи окислирован, билирубин

может превращаться обратно в биливердин. Этот цикл реакций стал причиной создания гипотезы о том, что билирубин является главным клеточным антиоксидантом. Конечные продукты превращения билирубина в печени – **уробилин** и **стеркобилин** – придают моче и калу характерную окраску. При заболеваниях печени и желчевыводящих путей количество билирубина в крови увеличивается, что проявляется в виде желтухи кожных покровов, обесцвечивания кала и потемнения мочи.

4.4. Участие в жировом обмене: выведение из печени избыточных нейтральных липидов осуществляется преимущественно в виде образования фосфолипидов, эфиров холестерина и жирных кислот. Печень является центральным органом метаболизма жирных кислот. В ней происходит как синтез жирных кислот, так и расщепление их до кетоновых тел.

4.5. Печень играет центральную роль в многочисленных реакциях обмена углеводов, является органом, поддерживающим нормальный уровень глюкозы в крови.

5. Депонирующие функции.

5.1. Гепатоциты накапливают в виде гранул полисахарид **гликоген**, его депо может достигать 1/5 массы органа. Депонирование полисахаридов происходит после еды. После приема пищи содержание глюкозы в воротной вене резко возрастает; в тех же пределах увеличивается и внутрипеченочная концентрация сахара. При всасывании сахара из кишечника содержание глюкозы в крови воротной вены может повышаться до 20 ммоль/л, а в периферической крови ее содержится не более 5 ммоль/л. Повышение концентрации глюкозы в печени вызывает существенное увеличение активности **гликокиназы** – фермента, который утилизирует глюкозу и увеличивает ее поглощение печенью. Под воздействием нервных импульсов, адреналина и гормона поджелудочной железы глюкагона при увеличении энергетических затрат организма или во время стресса из синтезированного и депонированного в гепатоцитах гликогена образуется глюкоза (**гликогенолиз**).

5.2. В клетках Ито (липоцитах), располагающихся в пространстве Диссе, печень депонирует витамины А, D, В₆, В₁₂, рибофлавин, аскорбиновую, фолиевую, пантотеновые кислоты и витамин К.

5.3. Печень депонирует микроэлементы: железо в виде ферритина, а также медь, марганец, кобальт, цинк, молибден и др.

5.4. Печень – мощное депо воды, способное задержать значительное количество избыточной воды, а благодаря синтезу альбуминов, печень обуславливает коллоидно-осмотическое равновесие крови, одновременно регулируемого калий-натриевым балансом крови.

5.5. Благодаря развитию синусоидных гемокапилляров печень является важным депо крови. В ней может постоянно находиться 0.5 – 0.7 л крови.

6. Барьерные, антитоксические и иммунные функции.

6.1. Печень утилизирует и выводит из организма яды и токсины, такие как индол, скатол, фенол, которые постоянно образуются в результате обменных процессов. Печень инактивирует некоторые лекарственные препараты, гормоны и метаболиты алкоголя.

Обезвреживание токсичных веществ гепатоциты осуществляют двумя способами: через *химическую модификацию веществ* (например, путём их окисления или восстановления) и *конъюгацию* (связывание с каким-либо веществом, например, глюкуроновой и серной кислотами, глицином и глутамином, что приводит к образованию неядовитых соединений). Например, в результате гнилостных процессов, протекающих в кишечнике, из аминокислоты тирозина образуются фенол и крезол, а из триптофана – скатол и индол. Эти токсические вещества всасываются и с током крови поступают в печень, где механизм их обезвреживания заключается в образовании парных соединений с серной или глюкуроновой кислотой. Или, другой пример, аммиак в печени превращается в мочевину путём конъюгации с CO₂.

6.2. Важную роль печень играет в инактивации стероидных гормонов, в частности, 17-кортикостероидов. Печень инактивирует основной гормон из группы минералокортикоидов – *альдостерон*, а также половые гормоны *андрогены* и *эстрогены*. В печени также происходит инактивация ряда биологически активных веществ: *серотонина*, *катехоламинов* и *гистамина*. Белково-пептидные гормоны дезактивируются в печени протеиназами, стероидные – гидроксилазами, катехоламины (адреналин и норадреналин) – моноаминоксидазой.

6.3. Более 90% фагоцитарного комплекса *ретикулоэндотелиальной системы организма* (РЭС) локализовано в клетках печени. РЭС в печени – это внутрисосудистая фагоцитарная система или «центральный васкулярный фильтр», состоящий из клеток Купфера и Ито, а также эндотелиальных клеток синусоидов печени. Эти клетки участвуют в фагоцитозе и защищают печеночные клетки от многих токсических влияний, что важно для обезвреживания всасывающихся в кишечнике токсинов.

РЭС печени поглощает денатурированные белки, коллоидные частицы, поврежденные компоненты аутолизированных тканей, тромбоциты, эритроциты, иммунные комплексы, опухолевые клетки, микроагрегаты фибрина, бактерии и токсины. Вместе с селезенкой печень называют «кладбищем эритроцитов». Поэтому цитоплазма клеток Купфера часто содержит фрагменты эритроцитов, микроорганизмы и пигментированные гранулы, появляющиеся в результате разрушения гемоглобина. Благодаря своим многочисленным функциям эти клетки являются уникальным барьером, выполняющим функцию защиты не только от бактерий, токсических агентов, но и ряда других факторов, в том числе – иммунологических.

6.4. В печени содержатся большие гранулированные лимфоциты – *ямочные клетки*, представляющие собой N-киллеры (или естественные киллеры). Эти клетки узнают и путем лизиса уничтожают видоизменённые собственные (например, опухолевые) клетки организма. Они образуются не в самой печени, а в красном костном мозге.

6.5. Гепатоциты участвуют в процессах дейодирования йодсодержащих гормонов щитовидной железы, участвующих в регуляции температуры тела.

7. **Функции кроветворения.** В эмбриональном периоде печени свойственна функция кроветворения, так как в ней дифференцируются эритроциты. У взрослого человека кроветворная функция печени утрачивается.

8. **Энергетическая функция.** Около 50% потребности в энергии взрослого организма обеспечивается за счет окисления жиров. Промежуточные продукты обмена углеводов (глюкоза) и жирных кислот (кетоновые тела) используются как источники энергии другими тканями. Мобилизация липидов для энергетических нужд из печени происходит при экстремальных воздействиях на организм.

9. **Гомеостатическая функция.** Несмотря на то что всасывание питательных веществ из кишечника в кровь происходит прерывисто, непостоянно, в связи с чем в портальном круге кровообращения может временно наблюдаться более высокая или более низкая концентрация, например, таких веществ, как глюкоза и аминокислоты, а в общем круге кровообращения изменения в концентрации указанных соединений незначительны. Все это подтверждает важную регуляторную роль печени в поддержании постоянства внутренней среды организма.

В целом, печень выполняет более 500 известных функций. Множественность функций и состояние клеток печени в значительной мере влияют на реактивность организма и на формирование его адаптивных и патологических реакций.

Контрольные вопросы и задания для самостоятельной работы студентов по теме

1. Выполните рисунок строения классической печеночной дольки в рабочей тетради. Обозначьте ее ключевые структуры. Каково их участие в пищеварении и формировании других функций? Ответ поясните при использовании табл. 1:

Таблица 1 – Клеточный состав печеночной дольки

Название клеток	Расположение в дольке	Морфология	Функции
1	2	3	4

2. На гистологическом препарате паренхима этого органа представлена дольками, имеющими форму шестигранных призм и состоящими из балок, между которыми лежат синусоидные капилляры, радиально сходящиеся к центральной вене. Назовите, какой орган имеет данное строение.

3. В норме желчь не проникает из желчного капилляра в кровяное русло. Какие структурные особенности СФЕ печени способствуют этому?

4. Выберите правильный ответ. Классическая долька печени – это: 1) паренхима вокруг центральной вены; 2) паренхима вокруг междольковой печеночной триады; 3) паренхима вокруг собирательной вены; 4) паренхима вокруг центральной артерии.

5. Выберите правильный ответ. Портальная долька печени имеет границы: 1) в углах – триады, в центре – центральная вена; 2) в центре – триада, в углах – центральные вены; 3) в двух углах – центральные вены, в одном – триада; 4) в двух углах – триады, в одном – пространство Диссе.

6. Выберите правильный ответ. Представление об ацинусе печени объясняет: 1) отток желчи; 2) строение трабекул; 3) кровоснабжение; 4) синтез белков.

7. Выберите правильный ответ. В углах ацинуса печени локализованы: 1) две триады и центральная вена; 2) три междольковые триады; 3) две центральные вены, триада; 4) собирательная вена и две триады.

8. Выберите правильный ответ. Печеночные балки классической дольки печени состоят из: 1) одного ряда печеночных клеток; 2) двух рядов печеночных клеток; 3) трех рядов печеночных клеток.

9. Выберите правильный ответ. Внутри печеночной балки классической печеночной дольки находится: 1) желчный проток; 2) синусоидный капилляр; 3) клетки Купфера; 4) липоциты.

10. Выберите правильный ответ. В центре классической печеночной дольки находится: 1) желчный проток; 2) синусоидный капилляр; 3) клетки Купфера; 4) липоциты; 5) центральная вена.

11. Изучите строение микроциркуляторного русла классической печеночной дольки. Оно включает систему притока крови, систему внутридольковой циркуляции и систему оттока крови от долек. Найдите сосуды, приносящие кровь к долькам, и сосуды, по которым происходит венозный отток из дольки. Какие сосуды обеспечивают внутридольковую циркуляцию?

12. Выберите правильный ответ. В центре печеночной дольки располагается: 1) центральная вена; 2) желчный проток; 3) печеночная артерия.

13. Выберите правильный ответ. Между печеночными балками локализованы: 1) синусоидные капилляры; 2) желчные капилляры; 3) висцеральные капилляры; 4) соединительнотканые перегородки.

14. Выберите правильный ответ. Стенка синусоидных капилляров печени состоит из: 1) эндотелия и гепатоцитов; 2) ретикулоцитов и базальной мембраны; 3) эндотелия и базальной мембраны; 4) эндотелия и клеток Купфера.

15. Выберите правильные ответы. В синусоидных капиллярах печени течет кровь: 1) артериальная; 2) смешанная; 3) венозная; 4) обогащенная белками и продуктами азотистого обмена.

16. Какое название носят СФЕ печени: в одной доле в центре располагается центральная вена, а в другой – междольковая триада?

17. Во время микроскопирования гистологического препарата среза паренхимы печени была обнаружена вена. По каким признакам можно определить, какая это вена – центральная, междольковая или поддольковая? В каком направлении по указанным венам транспортируется кровь при функционировании классической печеночной долики?

18. Что представляет собой «чудесная венозная сеть» печени?

19. При некоторых заболеваниях сердца и сосудов наблюдается венозный застой крови, что приводит к ухудшению трофики и тканевого дыхания органов. Какие отделы печеночных долек будут страдать в этих условиях в первую очередь?

20. При нарушениях диеты, избыточном употреблении алкоголя и лекарств в кишечнике в кровь всасываются токсичные метаболиты. С током крови по воротной (портальной) системе токсические вещества поступают в паренхиму печени. Какие отделы печеночных долек будут страдать в этих условиях в первую очередь?

21. Объясните строение и функциональную роль периваскулярного пространства Диссе.

22. Выберите правильный ответ. Локализация пространства Диссе печени: 1) вокруг кровеносных капилляров; 2) вокруг центральных вен; 3) вокруг желчных капилляров; 4) между печеночными балками.

23. Выберите правильный ответ. Какие клетки ограничивают пространство Диссе: 1) эндотелиоциты и гепатоциты; 2) эндотелиальные клетки и клетки Купфера; 3) соседние тяжи гепатоцитов; 4) гепатоциты и клетки Ито.

24. Чем гепатоциты отличаются от других соматических клеток?

25. Выберите правильный ответ. Гепатоцит выполняет функции:
1) дезинтоксикационную, синтеза гликогена, белков, образование желчи;
2) дезинтоксикационную, образование желчи, синтеза гликогена;
3) дезинтоксикационную, образование желчи, синтеза белков; 4) защитную, поддерживающую, образование слизи.

26. Какие клетки в печеночной дольке являются макрофагами? Каковы их морфология и функции?

27. Выберите правильный ответ. Купферовские клетки печени выполняют функцию: 1) фагоцитоза; 2) депо витаминов; 3) секреции желчи.

28. В цитоплазме гепатоцитов на препарате, окрашенном кармином по методу Беста, выявляется большое количество глыбок гликогена. Нарушение каких процессов в организме может способствовать этому?

29. В эксперименте при изучении защитных реакций печеночной паренхимы крысы внутривенно ввели коллоидный краситель. Где и почему в печеночной дольке можно обнаружить частицы этого красителя?

30. В синусоидном гемокапилляре печени обнаруживается прикрепленная к его стенке клетка, в цитоплазме которой содержатся гранулы с плотной сердцевиной. Известно, что эта клетка обладает противоопухолевой активностью. Назовите ее.

31. Изучите систему желчных капилляров в составе печеночной дольки. Это начало желчевыводящей системы. Каким образом желчевыводящая система, которая начинается внутри дольки, выводит желчь из нее и из печени? Каковы структурные компоненты желчевыводящей системы печени?

32. Какое утверждение о желчных капиллярах является верным: 1) они представляют собой пространство между стенкой внутридольковых гемокапилляров и печеночными балками; 2) желчные капилляры расположены внутрибалочно.

33. Выберите правильный ответ. За сутки у человека образуется желчи:
1) 200 – 300 мл; 2) 500 – 1200 мл; 3) 1300 – 2000 мл.

34. Что представляет собой процесс эмульгации жиров желчью:
1) расщепление жиров до жирных кислот и глицерина; 2) измельчение липидов на мицеллы; 3) связывание липидов с переваривающими их ферментами.

35. Выберите правильный ответ. Из чего образуется пигмент желчи билирубин из: 1) иммуноглобулинов; 2) гликолипидов; 3) гемоглобина; 4) фосфолипидов.

36. Выберите правильный ответ. Какой ферментативной активностью обладает желчь: 1) переваривает жиры; 2) переваривает углеводы; 3) переваривает белки; 4) не обладает ферментативной активностью.

37. Назовите, два отличия печеночной желчи от пузырной, характеризуя цвет и рН этих пищеварительных соков.

38. Вместо цифр 1 – 16 в скобках напишите правильные ответы:

- За сутки у человека образуется [1] литров желчи.
- Желчь состоит (в процентном отношении): вода [2] % и сухой остаток [3] %.
- Три ключевые функции желчи, кроме эмульгации жиров [4 – 6].
- Сухой остаток образуют 3 основных компонента желчи [7 – 9].
- Придает окраску калу [10].
- Окрашивает мочу [11].
- В желчи также содержатся [12], [13], [14], [15], [16] – вместо цифр 12 – 16 назовите другие компоненты желчи.

39. Выберите правильный ответ. Окрашивает мочу в желтый цвет: 1) уробилин; 2) биливердин; 3) стеркобилин.

40. Назовите вещество, из которого в печени образуются желчные пигменты.

41. Выберите правильный ответ. Вне процесса пищеварения, в норме желчь скапливается в: 1) печени; 2) желчном пузыре; 3) двенадцатиперстной кишке.

42. Назовите гормоны, стимулирующие желчеобразование.

43. В рацион человека введено обильное количество углеводсодержащей пищи. Активизацию какой функции печени можно предполагать?

44. Выберите правильный ответ. В печени синтезируются белки: 1) альбумины, трипсин, фибриноген; 2) липазы, альбумины, протромбин; 3) альбумины, фибриноген, протромбин; 4) альбумины, глобулины, фибриноген.

45. Выберите правильный ответ. В нормальных условиях печени присуща регенерация: 1) репаративная полная; 2) физиологическая; 3) внутриклеточная и репаративная; 4) репаративная неполная.

46. Верно ли следующее утверждение. Ткань печени не восстанавливается, потому что гепатоциты не способны ни к гипертрофии, ни к делению.

47. Выберите правильный ответ. Кровь больного медленно свёртывается, так как нарушена функция печени: 1) синтеза гликогена; 2) синтеза желчи; 3) синтеза белков плазмы; 4) синтеза липидов.

48. При исследовании печени экспериментального животного, которому на определенное время пережали воротную вену, обнаружено уменьшение содержания гликогена. С чем это связано?

49. При исследовании печени экспериментального животного, которому на определенное время пережали печеночную артерию, обнаружено практически полное исчезновение включений гликогена. С чем это связано?

50. Представлены два окрашенных кармином по методу Беста препарата печени животного, которому заблаговременно ввели инсулин, и животного, которому ввели глюкагон. Отличаются ли гепатоциты животного, получившего инсулин, от гепатоцитов животного, получившего глюкагон?

51. В результате травмы повреждена печеночная артерия, но кровь продолжает поступать в печеночные дольки. Какой сосуд обеспечивает поступление крови в дольки органа?

ГЛАВА 3. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ

Биометрия поджелудочной железы человека

Поджелудочная железа (*pancreas*) – вторая по массе пищеварительная железа в теле человека. Ее масса у взрослого человека составляет 70 – 100 г. Длина железы в среднем равна 18 – 22 см. Толщина железы в различных отделах составляет 1.5 – 4 см.

Расположение в организме

Поджелудочная железа - непарный железистый орган, расположенный в забрюшинном пространстве позади желудка, отделяясь от него сальниковой сумкой, на уровне I–II поясничных позвонков. Она соприкасается с аортой, верхним краем левой почки и надпочечником.

В ней различают 3 анатомических отдела: *головку*, *тело* и *хвост*. Головка лежит в подковообразном изгибе двенадцатиперстной кишки, а хвост расположен в воротах селезёнки.

Морфология

Поджелудочная железа – орган удлинённой формы серовато-розового цвета. Поджелудочная железа имеет две наиболее часто встречающиеся формы: молотообразную, с хорошо выраженной головкой, имеющей крючковидный отросток, и языкообразную, у которой нет четких границ между головкой и телом.

От хвоста до головки поджелудочной железы тянется *главный панкреатический (вирсунгов) проток* (14 – 19 см), который образуется путём слияния *боковых дольковых панкреатических протоков*. Последние выходят из долек поджелудочной железы, которые представляют скопления паренхимы вокруг ветвлений *внутридольковых панкреатических протоков*. Основание долек поджелудочной железы обращены к поверхности органа, определяя его рельеф, а верхушка – внутрь. В 60% случаев главный панкреатический проток сливается с *добавочным (санториниевым) протоком*. В области головки главный проток часто объединяется с общим желчным протоком, образуя *печёчно-поджелудочную ампулу*. Ампула открывается в двенадцатиперстной кишке на вершине *большого дуоденального (фатерова) сосочка*. В 20 – 25% случаев главный и добавочный панкреатические протоки впадают в двенадцатиперстную кишку отдельно, что зависит от различных вариантов развития протоковой системы. В 10% случаев происходит атрофия терминального отдела вирсунгова протока, и поджелудочная железа дренируется через санториниев проток – такой вариант развития называют

расщеплённой поджелудочной железой и относят к аномалиям развития органа.

Предампулярные отделы общего желчного протока и главного панкреатического протока в области фатерова сосочка, а также сама печёчно-поджелудочная ампула образуют сложную систему гладкомышечных сфинктеров, которая часто обозначается как **сфинктер Одди**. Выделяют следующие анатомические образования, входящие в состав этого сфинктерного аппарата:

1. Сложная мышца ампулы большого дуоденального сосочка, состоящая из:

- мышцы-сжимателя основания сосочка;
- мышцы-дилататора сосочка;
- собственной мышцы-сжимателя сосочка (сфинктер Вестфалья).

2. Собственный сфинктер общего желчного протока.

3. Собственный сфинктер главного протока поджелудочной железы

Сфинктер Одди формально не является общим для общего желчного и главного панкреатического протоков. Он не только отделяет их от просвета двенадцатиперстной кишки, но и на большом протяжении разделяет вышеуказанные протоки друг от друга. Сфинктер Одди регулирует порционное поступление желчи и панкреатического сока в двенадцатиперстную кишку; обеспечивает рациональное расходование желчи и панкреатического сока между приёмами пищи путём ограничения потока желчи и панкреатического сока в двенадцатиперстную кишку. Он предотвращает обратный ток желчи и кишечного содержимого в желчные и панкреатические протоки, а также способствует наполнению желчного пузыря. Эти функции обусловлены способностью сфинктерного аппарата создавать высокий градиент давления между системой протоков и тонким кишечником. Сфинктер Одди способствует подъёму давления в протоках, регулирует давление в полости двенадцатиперстной кишки. Вместе с тем мышечные образования сфинктера Одди работают как мощный насос, обеспечивая интенсивное поступление желчи и панкреатического сока в полость кишечника в процессе пищеварения.

Моторная активность сфинктерного аппарата фатерова сосочка находится под контролем сложных нейрогуморальных механизмов. К медиаторам, регулирующим деятельность сфинктера, относят такие биологически активные вещества, как **энкефалины**, **эндорфины** и **холецистокинин**.

Кровоснабжение и иннервация

Кровоснабжение поджелудочной железы осуществляется ветвями **верхнебрыжеечной** и **чревной артерий**. Головка поджелудочной железы получает кровоснабжение через печёчную артерию, переднюю и заднюю поджелудочно-двенадцатиперстные артерии. Тело снабжается ветвями общей печёчной и желудочно-двенадцатиперстной артерий, а также правой желудочно-сальниковой артерией. Тело железы также получает кровь

из селезёночной артерии через ее крупную ветвь – большую поджелудочную артерию Гаплера. Артериальные стволы, питающие паренхиму поджелудочной железы, широко анастомозируют друг с другом.

Венозный отток осуществляют одноимённые венозные сосуды, идущие параллельно артериям. Вся кровь, оттекающая от поджелудочной железы, поступает в воротную вену и далее в печень.

Лимфатический отток от поджелудочной железы осуществляется через лимфатические сосуды и узлы, начинающиеся в ее ткани слепо и расположенные по ходу кровеносных сосудов.

Поджелудочная железа относится к «чемпионам» по объёму кровотока на 100 г ткани: натощак кровоток составляет 50 – 180 мл/мин на 100 г ткани, а при стимулированной секреции пищей – до 400 мл/мин на 100 г ткани. Немаловажной особенностью кровоснабжения этого органа считают высокую диффузионную проницаемость кровеносных сосудов, которая в покое составляет 0.1 – 0,3 мл/мин на 100 г паренхимы, а при функциональной нагрузке возрастает до 1.5 – 20 мл/мин на 100 г.

Приведённые данные свидетельствуют о высоких потребностях поджелудочной железы в кровоснабжении и, следовательно, в пластических материалах, энергии и кислороде, а также в элиминации метаболитов.

Иннервация. Поджелудочная железа имеет симпатическую и парасимпатическую иннервацию из чревного (солнечного) сплетения и блуждающих (X пара черепно-мозговых) нервов. За активизацию работы этой железы отвечает парасимпатические ветви блуждающего нерва, а за снижение активности – симпатические ветви из чревного сплетения.

Нейроны в поджелудочной железе вовлечены в процесс контроля за ее эндокринными и экзокринными функциями. Так, главными нейромедиаторами, ответственными за стимуляцию экзокринной функции поджелудочной железы, служат *ацетилхолин* и *гастрин-релизинг пептид*. Таким образом, объединение нервной и гуморальной регуляции составляет систему контроля над деятельностью этого органа.

Необходимо отметить, что системы иннервации желчевыводящей системы, поджелудочной железы и двенадцатиперстной кишки имеют общее происхождение, что предопределяет тесную взаимосвязь функционирования этих органов.

Структурно-функциональные единицы и микроанатомия ткани поджелудочной железы

Поджелудочная железа является сложной альвеолярно-трубчатой железой, выделяющей белковые секреты. Благодаря строению паренхимы древнегреческие врачи называли поджелудочную железу «*pancreas*» - «вся из мяса».

1. **Строма:** железу покрывает соединительнотканная капсула, сливающаяся с висцеральной брюшиной. От неё отходят трабекулы, которые делят паренхиму на дольки. Таким образом между дольками залегают перегородки с выводными протоками, сосудами и нервными пучками.

2. **Рабочий компонент** паренхимы поджелудочной железы состоит из двух отделов: экзокринного (97% ее массы) и эндокринного (1 – 3 %), т. е. этот орган является железой смешанной секреции (рис. 7). СФЕ экзокринной части поджелудочной железы является **ацинус** (*гландулон*). Эндокринная часть представлена **островками Лангерганса**.

Экзокринная часть железы вырабатывает сложный пищеварительный секрет – **панкреатический сок**, поступающий по выводным протокам в двенадцатиперстную кишку. Общий принцип организации экзокринного отдела поджелудочной железы сходен со слюнными железами. В состав ацинуса входят концевой и вставочный отделы.

Концевые отделы имеют вид пузырьков, которые состоят из 8 – 12 железистых клеток пирамидальной формы, которые апикальной частью обращены к секреторному каналцу, а широкой базальной поверхностью прилегают к базальной мембране. Это **ацинарные клетки** (**ациноциты, панкреатциты, экзокриноциты**), секретирующие ферменты поджелудочной железы в их неактивной форме, т. е. в виде **проферментов** (**зимогенов**). Проферменты в виде зимогенных гранул накапливаются в области **апикального (зимогенного) полюса** ациноцитов и окрашиваются оксифильно (в розовый цвет). Из проферментов в двенадцатиперстной кишке образуются ферменты, действующие на органические компоненты пищи. При употреблении большого количества жирной пищи превращение проферментов в ферменты может происходить внутриклеточно, что может приводить к разрушению внутриклеточных структур и самих панкреатцитов. **Базальный полюс** ациноцитов окрашивается базофильно (в синий цвет) и называется **гомогенной зоной**.

Железистые клетки поджелудочной железы выделяют свой секрет по **мерокриноному типу**, т. е. путем экзоцитоза, без разрушения апикальной части клетки и ее плазмалеммы.

В составе ацинуса также имеются **центроацинарные клетки** (**центроациноциты**), которые выстилают секреторные каналцы внутри ацинуса, а затем протоки вставочного отдела. Эти клетки как бы «вставлены» в концевой отдел ацинуса. Центроациноциты – мелкие, со светлой цитоплазмой, плоские, звездчатые или кубические клетки, бедные органеллами. Внутри ацинуса между центроациноцитами есть промежутки, а более плотные контакты между ними наблюдаются в протоках вставочного отдела. Некоторые авторы рассматривают их как камбиальные клетки. Центроацинарные клетки и клетки протоков поджелудочной железы отвечают за секрецию воды и электролитов, необходимых для транспорта проферментов в двенадцатиперстную кишку. Они также секретируют бикарбонаты, нейтрализующие кислую среду химуса, поступающего из желудка в тонкий кишечник.

От секреторных каналцев ацинуса берут начало вставочные выводные протоки, переходящие во внутридольковые (межацинозные), а те в свою очередь – в междольковые и главный (общий) панкреатический проток,

который открывается на большом (фатеровом) сосочке двенадцатиперстной кишки.

Между концевым и вставочным отделами существуют разные типы взаимоотношений, в связи с чем различают *простой* и *сложный ацинусы*, отличающиеся количеством пузырьков и степенью разветвленности вставочных отделов.

Особенностью всего экзокринного отдела является отсутствие гладкомышечных элементов и однослойность эпителиальной выстилки на всем его протяжении. Это свидетельствует о происхождении поджелудочной железы от каких-то видов кишечных эпителиев путем полимеризации железистых компонентов.

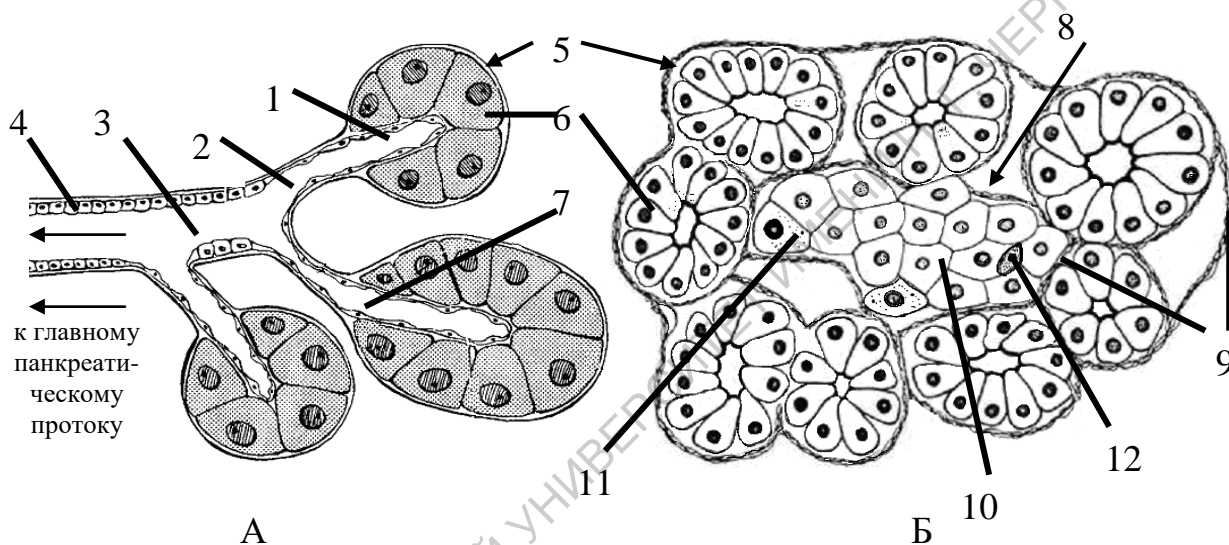


Рисунок 7 – Строение паренхимы поджелудочной железы.

А – ацинус. Б – островок Лангерганса (по Ю. И. Афанасьеву и др., 2002; с изменениями) :
 1 – вставочный выводной проток; 2 – внутридольковый проток; 3 – междольковый проток;
 4 – эпителиальные клетки протоков; 5 – ацинус; 6 – ациноциты;
 7 – центроациноциты; 8 – островок Лангерганса; 9 – волокнистая ткань стромы и кровеносные капилляры; 10 – В-клетки (выделяют инсулин);
 11 – А-клетки (выделяют глюкагон); 12 – D-клетки (выделяют соматостатин)

Эндокринная часть органа вырабатывает гормоны – *инсулин, соматостатин, глюкагон*. Ее СФЕ представлены *островками Лангерганса (инсулами)*, впервые описанными в 1869 г немецким патологоанатомом Паулем Лангергансом. В поджелудочной железе человека насчитывают от 200 000 до 2 000 000 островков, вес которых не превышает 2 г.

Морфологически островок представляет собой совокупность особых более светлых, по сравнению экзокреторными участками, клеточных групп, залегающих в паренхиме железы между ацинусами. Форма островков чаще всего округлая, реже встречаются островки неправильных угловатых очертаний. В хвостовой части железы островков намного больше, чем в головке. Строму островков составляет нежная ретикулярная сеть волокон. От

окружающей железистой паренхимы островки обычно отделены тонкой соединительно-тканной оболочкой.

В поджелудочной железе человека с помощью специальных методов окраски обнаружено несколько основных типов островковых клеток: **клетки В, А, РР, D, D₁**.

Основную массу – 70% панкреатических островков – составляют **В-клетки (бета-клетки или базофильные инсулоциты)**, которые вырабатывают **инсулин**. Инсулин является единственным гормоном, понижающим уровень сахара в крови. В-клетки имеют меньшие по сравнению с ациноцитами размеры; кубическую или призматическую форму; окрашиваются в синий цвет основными красителями. У них ядра крупные и хорошо развитый белоксинтезирующий аппарат. В цитоплазме В-инсулоцитов содержатся гранулы с широким светлым ободком, хорошо растворимые в спиртах и не растворимые в воде. Секреторные гранулы содержат гормон инсулин в комплексе с цинком, являющимся «консервантом» для этого гормона. Отличительной особенностью В-клеток является их тесный контакт со стенками синусоидных капилляров. Эти клетки образуют компактные тяжи или располагаются в центре островка.

Около 20% всех клеток островков у человека составляют **А-клетки (альфа-клетки, ацидофильные инсулоциты)**, которые вырабатывают **глюкагон**. Это крупные, округлой или угловатой формы клетки, которые чаще располагаются по периферии островков. В их цитоплазме содержатся относительно крупные гранулы, окрашивающиеся кислыми красителями в красный цвет, хорошо растворимые в воде, но не растворимые в спиртах. Гранулы имеют узкий ободок. Ядра клеток крупные, бледной окраски, так как содержат небольшое количество хроматина.

На остальные эндокриноциты приходится не более 5%. **Д-клетки (дельта-клетки)** составляют около 5% эндокринных клеток островка. Эти грушевидные по форме клетки содержат крупные, умеренно плотные гранулы без светлого ободка. В гранулах содержится гормон **соматостатин**.

D₁-клетки (D₁-агирофильные клетки) содержат небольшие гранулы с узким ободком. Вырабатывают **вазоинтестинальный полипептид (ВИП)**.

РР-клетки располагаются по периферии островков, иногда могут встречаться и в составе эндокринной части железы. Содержат небольшие гранулы различной формы, плотности и величины. Эти клетки вырабатывают **панкреатический полипептид (ПП)**.

3. **Микроциркуляторное русло СФЕ:** между инсулоцитами лежит рыхлая волокнистая соединительная ткань с фенестрированными капиллярами-синусоидами. Островки Лангерганса более густо, по сравнению с ацинусами, оплетены кровеносными капиллярами. Выделение гормонов происходит именно в них.

Функции поджелудочной железы

1. Экзокринные функции.

Методика исследования экзокринных функций поджелудочной железы, механизмов панкреатической секреции, состава панкреатического сока и влияния различных условий и, прежде всего, пищевых факторов, на отделение этого сока впервые была разработана И. П. Павловым и его школой. Способ получения чистого поджелудочного сока у животного в течение длительного времени заключался в наложении постоянной панкреатической фистулы.

Внешнесекреторная функция поджелудочной железы заключается в секреции *панкреатического сока*. Это бесцветный, со щелочной реакцией (рН 7.3 – 8.7) секрет, который выделяется в количестве 1200 – 2000 мл в сутки. В его состав входит комплекс из более 20 пищеварительных ферментов. Сок поступает в двенадцатиперстную кишку, где расщепляет все компоненты химуса. Ферменты секретируются в неактивной форме, их активация происходит только в щелочной среде под влиянием фермента *энтерокиназы*, выделяемой клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки.

Входящие в состав панкреатического сока *протеолитические ферменты* действуют на белки и расщепляют их до аминокислот. К ним относится трипсин, который представляет собой комплекс протеолитических ферментов: собственно *трипсин*, *химотрипсин* и *карбоксипептидазу*, что дает ему возможность, в отличие от пепсина, расщеплять белки и продукты их распада – пептоны и альбумозы – до конечных продуктов, пригодных для всасывания – аминокислот. Трипсин образуется из профермента *трипсиногена*, который не имеет протеолитической активности. Трипсин также не действует на сывороточный и яичные белки, однако стимулирует превращение химотрипсина из химотрипсиногена. Химотрипсин в отличие от трипсина створаживает белки молока. После 20 лет содержание трипсина в панкреатическом соке снижается.

Еще один протеолитический фермент – *эрепсин* – выделяется поджелудочной железой в активной форме. Он расщепляет не целые белки, а альбумозы и пептоны до аминокислот.

Липолитические ферменты липаза и *фосфолипаза* расщепляют жиры (в частности глицериды высших жирных кислот) до глицерина и жирных кислот. Именно в виде более простых форм жиры способны усвоиться и пройти процесс пищеварения. Липаза выделяется в неактивном состоянии и активируется в кишечнике желчью и желчными кислотами. Благодаря липазе всасываются жирорастворимые витамины, такие как А, Д, Е, К. Панкреатический сок вместе с желчью способствует эмульгированию жиров. В норме с испражнениями выделяется весьма незначительное количество жира, но при уменьшении панкреатической секреции содержание его в фекальных массах увеличивается и может достигать 80%. *Фосфолипаза* образуется из

профермента **профосфолипазы** и воздействует на сложные жиры, такие как фосфолипиды, входящие в состав плазмалеммы некоторых клеток.

Амилолитические ферменты, такие как амилаза, действуют на сложные углеводы. **Амилаза (диастаза)** в отличие от трипсина и липазы, выделяется поджелудочной железой в активном состоянии. Она укорачивает длинные углеводные цепочки крахмала, полисахаридов, гликогена до дисахаридов. Амилаза гидролизует их в мальтозу, которая под влиянием мальтазы расщепляется до стадии декстрозы. **Инвертаза** расщепляет сахарозу на декстрозу и фруктозу, а **лактаза** – молочный сахар (лактозу) – на декстрозу и галактозу. Молекулы простых сахаров могут быть усвоены клетками кишечника. Таким образом, **сахараза, мальтаза, лактаза** – ферменты, которые воздействуют на дисахара, превращая их в моносахара. Благодаря амилолитическим ферментам при разжевывании какого-то крахмалосодержащего продукта, например, картофеля или риса, можно почувствовать сладковатый привкус, хотя сами эти продукты не сладкие.

Нуклеазы (РНК-аза и ДНК-аза) приводят к разрывам в цепочках поступивших в организм нуклеиновых кислот и образованию нуклеопротеидов. В состав панкреатического сока, кроме ферментов, входят **бикарбонаты, минеральные вещества, вода и слизь**.

Поджелудочная железа обладает способностью адаптироваться к составу потребляемой пищи. Так, например, если в пище в большем количестве присутствуют углеводы, то в панкреатическом соке возрастает концентрация амилолитических ферментов. При употреблении жирной пищи увеличивается синтез липаз.

Секреция сока поджелудочной железы происходит рефлекторно в ответ на сигналы, идущие от рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также на раздражение слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки кислой пищевой кашицей, поступающей из желудка. Секреция сока поджелудочной железы начинается условно рефлекторно уже при мыслях о пище и взгляде на нее. Поступление пищевого комка в ротовую полость, раздражение рецепторов органов вкуса и обоняния, поступление пищи в желудок и раздражение его рецепторов рефлекторно усиливают секрецию сока поджелудочной железы, которая достигает максимума при поступлении химуса в двенадцатиперстную кишку. Панкреатический сок не выделяется при отсутствии пищи и пищевых раздражителей.

Белковая и углеводная пища увеличивает секрецию сока поджелудочной железы в первые два часа с максимумом во время второго часа после еды. Причем секреция длится от 4 – 5 ч (белковая пища) до 9 – 10 ч (хлеб); при приеме жирной пищи (включая молоко) секреция длится около 5 ч (максимум в течение третьего часа). При длительном употреблении жирной пищи секреция панкреатического сока сокращается более чем в 2 раза при одновременном повышении концентрации липазы.

Важная роль в сокоотделении принадлежит особому гормону – **секретину**, продуцируемому слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки и доставляемому к поджелудочной железе с током крови. В ответ на

действие секретина обильно выделяется панкреатический сок. Стимулируют выделение этого сока также соляная кислота и растворы других кислот.

2. **Эндокринные функции** – синтез гормонов. **Инсулин**, который вырабатывается *B*-клетками островков Лангерганса, активирует мембранные рецепторы клеток-мишеней, которые в ответ осуществляют транспорт глюкозы в клетку. Под действием инсулина в клетках печени и мышечной ткани поступающая из крови глюкоза превращается в полисахарид **гликоген**. Результатом действия инсулина является усвоение тканями глюкозы, так как этот сложный полипептид увеличивает проницаемость клеток для сахаров и активирует внутриклеточный фермент **глюкокиназу**, способствующую утилизации сахаров. Инсулин – главный гормон, который вызывает снижение уровня сахара в крови.

У человека секретруется около 2 мг инсулина в сутки. Во время синтеза он имеет два предшественника-прогормона: **препроинсулин** и **проинсулин** – полипептиды с разным молекулярным весом. Недостаточность выработки инсулина и его предшественников приводит к резкому повышению сахара в крови и прекращению его превращения в гликоген. Развивается расстройство углеводного обмена, которое приводит к нарушению обмена белков и жиров. В крови накапливаются продукты неполного окисления жиров, что сопровождается интоксикацией. Избыток сахара в крови обуславливает его выделение с мочой, при этом формируется **сахарный диабет**. При осложнениях данное заболевание может вызвать гипергликемическую (диабетическую) кому, при которой возникают расстройство дыхания, ослабление сердечной деятельности, потеря сознания. Первая помощь состоит в срочном введении инсулина. Повышение секреции инсулина ведет к увеличению потребления глюкозы клетками тканей и отложению в печени и мышцах гликогена, снижению концентрации глюкозы в крови с возможным развитием гипогликемической комы.

В настоящее время больные сахарным диабетом обязаны своей жизнью русскому врачу Леониду Васильевичу Соболеву, который в 1901 г высказал предположение о специфическом действии вещества, которое вырабатывается островками поджелудочной железы, а также двум канадцам – Ф. Бантингу и Ч. Бесту, выделившим в 1921 г и позже синтезировавшим инсулин. За эти открытия ученые получили Нобелевскую премию. То, что инсулин – сложный двучепочный полипептид, содержащий легко отщепляемую серу, установил в 1952 – 1954 гг английский биохимик Г. Сенджер. Белковая природа инсулина объясняет, почему это вещество разрушается трипсином и не действует при применении внутрь.

Помимо инсулина в поджелудочной железе *A*-клетками островков вырабатывается гормон **глюкагон**. Этот гормон является антагонистом инсулина (контринсулярный гормон), поскольку стимулирует в печени превращение гликогена в простые сахара и способствует повышению содержания глюкозы в крови. Главной функцией глюкагона является активизация всех резервов углеводов и получение при их окислении энергии (энергетическая функция).

Таким образом, гормоны инсулин и глюкагон имеют важное значение в регуляции углеводного обмена в организме. В целом, инсулин и глюкагон поддерживает нормальный уровень глюкозы в крови, который в норме составляет натощак – 3.3 – 5.5 ммоль/л; после еды – не более 6.5 ммоль/л. После еды повышение содержания глюкозы в крови возбуждает секрецию инсулина и одновременно тормозит образование глюкагона. Уменьшение секреции глюкагона уменьшает содержание сахара в крови.

Соматостатин (вырабатывается *D*-клетками островков Лангерганса) - подавляет митоз и секрецию желез желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), угнетает функцию *A*- и *B*-клеток островков и ациноцитов. Соматостатин также подавляет выход гормона роста из соматотропных клеток передней доли гипофиза. Впервые выделенный из экстрактов ткани гипоталамической зоны головного мозга соматостатин позднее был обнаружен в значительных количествах в клетках ЖКТ и поджелудочной железы.

Вазоинтестинальный полипептид (ВИП) – медиатор, который вырабатывается *D₁*-клетками островков Лангерганса, стимулирует экзокринную функцию ациноцитов, что приводит к увеличению концентрации ферментов в панкреатическом соке; стимулирует кровоток в тонком кишечнике и работу его гладкой мускулатуры, а также понижает артериальное давление. Он активизирует выработку поджелудочной железой инсулина, соматостатина и глюкагона.

Панкреатический полипептид (ПП), который вырабатывается *PP*-клетками островков Лангерганса, угнетает секрецию сока ациноцитами поджелудочной железы. Кроме влияния на функции ациноцитов таких гормонов, как ВИП и ПП, на эти клетки влияют и другие биологически активные вещества. Например, синтез панкреатического сока стимулируется **холецистокинином-панкреозимином** – гормоном с двойным названием. Он продуцируется *I*-эндокриноцитами, которые находятся в тонкой кишке и эпителии выводных протоков поджелудочной железы. Холецистокинин-панкреозимин также усиливает выработку ПП *PP*-клетками.

Секреция бикарбонатов centroациноцитами стимулируется гормоном **секретин**, продуцируемым *S*-клетками эпителия тонкой кишки. Секретин увеличивает жидкий компонент панкреатического сока и стимулирует выделение инсулина *B*-клетками. На работу поджелудочной железы также оказывают влияние гормоны щитовидной и паращитовидной желез, гипофиза и надпочечников.

3. **Влияние деятельности поджелудочной железы на работу других органов.** Она выделяет гормон **калликреин (падутин)**, который расширяет сосуды и понижает артериальное давление. Гормон этой железы **ваготонин** повышает активность парасимпатического отдела нервной системы и проявление парасимпатических эффектов. Гормон **центронин** возбуждает дыхательный центр и способствует переносу кислорода гемоглобином.

Контрольные вопросы и задания для самостоятельной работы студентов по теме

1. Выполните рисунок строения ацинуса и островка Лангерганса поджелудочной железы в рабочей тетради. Обозначьте их ключевые структуры. Каково их участие в пищеварении и формировании эндокринной регуляции функций в организме? Ответ поясните при использовании табл. 2:

Таблица 2 – Строение и функции экзокринного и эндокринного отделов поджелудочной железы

Отдел	Название клеток	Морфология клеток	Функции клеток
Экзокринный			
Эндокринный			

2. Как называются три части поджелудочной железы?

3. К каким группам желез относят поджелудочную железу в зависимости от выполняемых функций и строения?

4. В чем заключается экзокринная функция поджелудочной железы?

5. К каким классам ферментов относятся пищеварительные ферменты? С поглощением или выделением энергии происходит расщепление веществ под их действием в пищеварительном тракте? Назовите три основные группы ферментов, которые вырабатывает экзокринная часть поджелудочной железы.

6. Выберите правильный ответ. В поджелудочной железе синтезируются ферменты: 1) трипсин, химозин, амилаза; 2) амилазы, липазы, трипсиноген, хемотрипсин; 3) пепсин, липазы, амилазы; 4) амилаза, липаза, пепсиноген.

7. Выберите правильный ответ. Диагностические признаки ацинуса поджелудочной железы: 1) наличие триады и вставочного протока; 2) гомогенная, зимогенная зоны, центроацинозные клетки; 3) клетки Купфера, базофилия цитоплазмы; 4) ациноциты, общий выводной проток.

8. Выберите правильный ответ. В гомогенной зоне экзокриноцита поджелудочной железы преимущественно локализованы: 1) проферменты; 2) пластинчатый комплекс; 3) гранулярная сеть, пластинчатый комплекс; 4) лизосомы.

9. Выберите правильный ответ. В зимогенной зоне экзокриноцита поджелудочной железы преимущественно локализованы: 1) проферменты; 2) митохондрии; 3) гранулярная сеть; 4) пластинчатый комплекс.

10. Выберите правильный ответ. Центроацинозные клетки поджелудочной железы: 1) макрофаги; 2) эпителиальные клетки вставочных протоков; 3) плазмоциты; 4) эндокриноциты.

11. Для какого отдела поджелудочной железы характерно отсутствие гладкомышечных элементов и однослойность эпителиальной выстилки?

12. В эпителиальных клетках экзокринного отдела поджелудочной железы не видно четкого подразделения на две части. В каком состоянии эти клетки?

13. Составьте схему оттока панкреатического сока от железистых клеток ацинуса до двенадцатиперстной кишки. Назовите протоки поджелудочной железы.

14. Какую реакцию имеют панкреатический сок, желчь и кишечный сок? Каковы их состав и функции? Есть ли отличия в их составе и pH?

15. Каков процент от массы поджелудочной железы составляет ее эндокринная часть?

16. Выберите правильный ответ. Инсулин синтезируется в клетках: 1) *A*; 2) *B*; 3) *PP*; 4) *D*.

17. Выберите правильный ответ. Глюкагон синтезируется клетками островков Лангерганса: 1) *A*; 2) *B*; 3) *PP*; 4) *D*.

18. Выберите правильный ответ. Соматостатин в поджелудочной железе синтезируется клетками: 1) *A*; 2) *B*; 3) *PP*; 4) *D*.

19. Выберите правильный ответ. *PP*-клетки поджелудочной железы секретируют: 1) глюкагон; 2) инсулин; 3) панкреатический полипептид; 4) соматостатин.

20. Выберите правильный ответ. *D*-клетки поджелудочной железы синтезируют: 1) глюкагон; 2) инсулин; 3) вазоактивный интестинальный полипептид; 4) соматостатин.

21. Выберите правильный ответ. Островки Лангерганса расположены в наибольшем количестве в: 1) теле поджелудочной железы; 2) хвосте поджелудочной железы; 3) головке поджелудочной железы.

22. Известно, что при избыточном употреблении сладкого страдает поджелудочная железа. Предположите, какие клетки этого органа в первую очередь будут работать с наибольшим напряжением и повреждаться, и почему?

23. На гистологическом препарате пищеварительной железы, вырабатывающей белковый секрет, между ее концевыми отделами видны скопления клеток, окруженных многочисленными широкими капиллярами. Цитоплазма этих клеток окрашивается значительно слабее по сравнению с остальной частью железы. Определите, какая это железа и что это за клетки?

24. На одном из микропрепаратов срез поджелудочной железы, взятой для исследования у голодного животного, а на другом – предварительно накормленного. Как отличить на микропрепарате железистые панкреациты голодного животного от сытого?

25. Животному введен препарат, который избирательно повреждает *A*-клетки островка поджелудочной железы (соли кобальта). Какая функция поджелудочной железы нарушится?

26. При отравлениях аллоксаном избирательно повреждаются *B*-клетки эндокринной части поджелудочной железы. Какая функция этого органа будет нарушена? Как это отразится на состоянии плазмы крови?

27. Больной наблюдается у эндокринолога по поводу нарушения эндокринной функции поджелудочной железы, что проявляется уменьшением гормона глюкогона в крови. Функция каких клеток этой железы может быть нарушена в данном случае?

28. Больной наблюдается у эндокринолога по поводу нарушения эндокринной функции поджелудочной железы, что проявляется усилением секреции соматостатина, влекущем за собой уменьшение выделения глюкогона и инсулина. Функция каких клеток этой железы может быть нарушена в данном случае в первую очередь?

29. Больной наблюдается у эндокринолога по поводу нарушения эндокринной функции поджелудочной железы, что проявляется уменьшением секреции вазоактивного интестинального полипептида и, как следствие, недостаточным выделением панкреатического сока. Функция каких клеток этой железы может быть нарушена в первую очередь?

30. Что такое секретин и какова его функциональная роль?

31. Выберите правильный ответ. Концентрация глюкозы в сыворотке крови в норме составляет: 1) 3.33 – 5.55 ммоль/л; 2) 2.22 – 5.55 ммоль/л; 3) 3.33 – 6.66 ммоль/л.

32. Выберите правильный ответ. Биологическая роль инсулина заключается в: 1) усилении поступления глюкозы в клетку; 2) усилении поступления аминокислот в клетку; 3) усилении поступления нейтрального жира в клетку.

33. Выберите правильный ответ. Ключевыми органами-мишенями инсулина являются: 1) скелетная мускулатура и кишечник; 2) жировая ткань; 3) печень.

34. Выберите правильные ответы. Островки Лангерганса состоят из: 1) В-клеток; 2) А-клеток; 3) К-клеток; 4) экскреторных панкреатитов.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. Чернышевского

ГЛАВА 4. ЛЕГКИЕ: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ

Биометрия легких человека

Лёгкие (*pulmones*) – парный объемный орган. Происхождение русского названия лёгких, вероятно, связано с тем, что, когда при разделке туш животных внутренности складывались в ёмкость с водой, лёгкие плавали на воде, а остальные органы тонули. Два легких у новорожденного в среднем весят 50 г, к десяти годам – около 500 г, а у взрослого человека этот показатель возрастает почти вдвое и составляет 600 – 1800 г.

Легкие – органы, значительно меняющие свой объем во время внешнего дыхания. Дыхательный объем легких (количество воздуха, которое поступает в них при вдохе и выходит при выдохе), у взрослого человека составляет около 1 л. При большом напряжении объем легких вырастает до 3 л у женщин и 3.7 л у мужчин. При вдохе объем легких увеличивается, давление воздуха в них становится ниже атмосферного, а при выдохе объем уменьшается. Правое легкое имеет больший объем, чем левое, оно короче и шире, так как правый купол диафрагмы стоит выше левого.

Расположение в организме

Легкие располагаются в грудной полости по обе стороны от сердца. Они занимают почти весь объем грудной клетки, за исключением ее средней части. Суженная закругленная верхняя часть – *верхушка легкого* – выходит через верхнее отверстие грудной клетки в область шеи. Легкие выступают спереди на 2 – 3 см выше ключицы, а сзади достигают уровня VII шейного позвонка. Нижняя граница достигает XI ребра.

Легкие покрыты серозной оболочкой – *плеврой*, состоящей из висцерального (прилегает к органу) и париетального (пристеночного, с органа переходит на стенку полости) листков. Между ними располагается плевральная полость, заполненная плевральной жидкостью. Такое строение плевральных мешков облегчает скольжение листков плевры при дыхательных движениях грудной клетки и легких. Между плевральными мешками, в которые заключены легкие, расположена полость – *средостение*. В средостении располагается комплекс жизненно важных органов, с которыми граничат легкие, – аорта, пищевод, трахея, крупные нервные стволы и лимфатические сосуды. Левое легкое несет сердечную вырезку и граничит с сердцем.

Морфология

Легкие по форме напоминают конус с закругленной *верхушкой*, выступающей над первым ребром, и *основанием*, направленным вниз диафрагмальной поверхностью к диафрагме (рис. 8). Здоровые легкие похожи на две большие серо-розовые губки; с возрастом легочная ткань

становится темнее. На поверхности заметен рисунок из маленьких многоугольников (5 – 12 мм в поперечнике), образованных *легочными дольками*.

В легких различают три поверхности: *реберную, диафрагмальную и внутреннюю (медиальную, средостенную)*. Они разграничены острыми *нижним и передним краями*.

На медиальной поверхности каждого легкого расположены *ворота легкого*, через которые проходят:

- *главный бронх (Б)*,
- *нервы*,
- *лимфатические сосуды*,
- сосуды малого круга кровообращения – *легочная артерия (А)* (несет венозную кровь из легочного ствола и правого желудочка в легкие для газообмена),
- *верхняя и нижняя легочные вены (В)* (отходят по две от каждого легкого, выносят из них оксигенированную кровь и направляются в левое предсердие),
- сосуды большого круга кровообращения, питающие легочную ткань: *бронхиальные артерии*, отходящие от аорты;
- *бронхиальные вены* – вены большого круга кровообращения, несущие венозную кровь от легких.

Расположение обозначенных структур отличается в воротах правого и левого легких и определяется формулами: в левом легком А-Б-ВВ (артерия, посередине бронх и внизу 2 вены); в правом – Б-А-ВВ (сверху – бронх, посередине – артерия, внизу – 2 вены).

Все эти структуры окружены соединительной тканью и образуют *корень легкого*. Легочные вены расположены ниже артерии и бронха. В корне левого легкого легочная артерия располагается выше главного бронха, в правом – ниже.

Правое и левое легкое внешне не похожи. Каждое легкое разделяется глубокими щелями на доли. Правое легкое несколько больше и несет *горизонтальную и косую щели*, делящие его на три доли – *верхнюю, среднюю и нижнюю*; левое легкое имеет одну *косую щель* и *две доли – верхнюю и нижнюю*. Левое легкое уже, но длиннее правого; правое легкое шире, но короче левого, что является следствием более высокого стояния правого купола диафрагмы из-за расположенной в правом подреберье печени.

Легкие включают два отдела: кондукторный (воздухопроводящий) и респираторный (газообменный).

Кондукторный отдел образует *бронхиальное дерево*, которое начинается от *главных бронхов* (первого порядка) – *правого и левого*. Главные бронхи ветвятся на *долевые* (2 левых и 3 правых) бронхи второго порядка. Долевые – на *сегментарные* (9 – 10 левых и 10 – 11 правых) бронхи третьего порядка, которые далее начинают ветвиться дихотомически. Образуется около 20 генераций бронхов и бронхиол в бронхиальном дереве.

Последняя генерация бронхиол – терминальные бронхиолы (см. «Структурно-функциональные единицы и микроанатомия легочной ткани»).

На всем протяжении бронхиальная часть кондукторного отдела имеет единый план строения. Стенка бронхов вплоть до бронхов самого небольшого диаметра (0.5 – 1 мм) построена из **3 слоев**:

- внутреннего – **слизистой оболочки с подслизистой основой**, которая выстлана мерцательным эпителием,
- среднего – **фиброзно-хрящевого** и **гладкомышечного** (содержит хрящевые кольца) и
- наружного – **адвентициальной оболочки**.

В бронхиолах, в отличие от бронхов, фиброзно-хрящевая оболочка отсутствует. Однако объем гладкомышечной ткани в бронхиолах возрастает.

Каждому сегментарному бронху соответствует **бронхолегочный сегмент**. Сегменты вентилируются сегментарным бронхом и образованы **легочными дольками** (один сегмент несет около 80 долек), разделенными междольковыми соединительнотканными перегородками. Долька представляет собой участок легочной ткани пирамидной формы, вентилируемый внутридольковой (претерминальной) бронхиолой, сопровождаемой конечными ветвлениями легочных артериол и венул, лимфатических сосудов и нервов. Основания периферических долек видны под плеврой. Внутридольковая бронхиола входит в верхушку каждой дольки и затем разветвляется на 18 – 20 мельчайших **концевых (терминальных) бронхиол** диаметром около 0.5 – 0.15 мм каждая. От терминальных бронхиол и начинаются структуры ацинуса легкого.

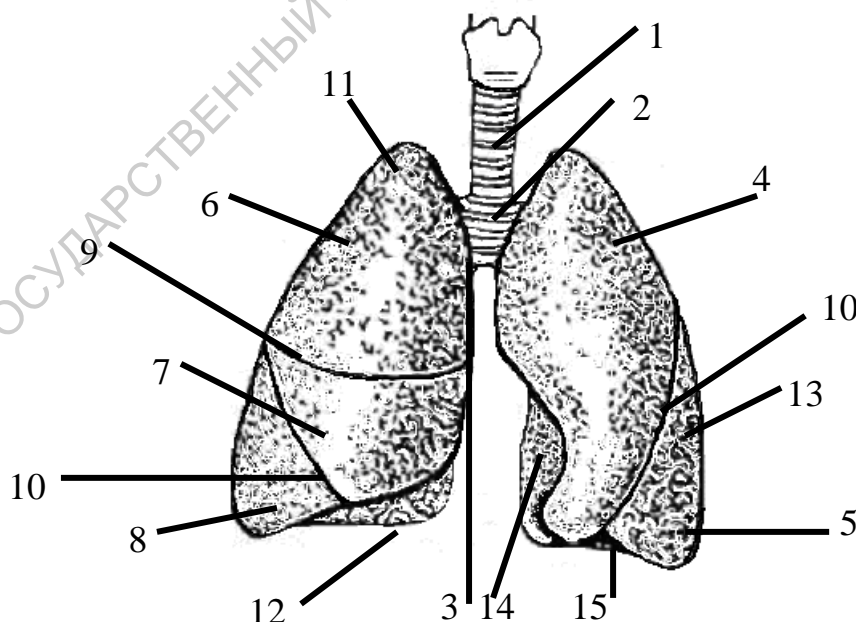


Рисунок 8 – Легкие человека (по А. А. Гладышевой, 1977) :

- 1 – трахея; 2 – бифуркация трахеи; 3 – главный бронх в воротах легкого; 4 – верхняя доля левого легкого; 5 – нижняя доля левого легкого; 6 – верхняя доля правого легкого;
- 7 – средняя доля правого легкого; 8 – нижняя доля правого легкого;
- 9 – горизонтальная борозда; 10 – косая борозда; 11 – верхушка; 12 – основание;
- 13 – реберная поверхность; 14 – сердечная вырезка; 15 – диафрагмальная поверхность

Кровоснабжение и иннервация легких

Кровообращение в легких имеет отличительные особенности. В связи с функцией газообмена легкие получают не только артериальную, но и венозную кровь по сосудам из двух кругов кровообращения. Объем большого круга составляет до 10% от объема всей циркулирующей крови. Намного больший объем крови поступает в легкие по **легочным артериям** – сосудам малого круга, несущим венозную кровь из легочного ствола и правого желудочка сердца. Это артерии эластического типа. Они сопровождают бронхи вплоть до бронхиол и распадаются на капиллярную сеть, окружающую альвеолы. Малый диаметр капилляров малого круга, их асимметричное ветвление и плотное прилегание к стенке альвеол, а также большой объем циркулирующей крови обеспечивают ее непрерывный ток под низким давлением. Таким образом создаются условия для газового обмена между кровью и альвеолярным воздухом: в кровь поступает кислород, а из нее в альвеолы – углекислый газ. Из капилляров малого круга образуются 4 **легочные вены** (по две от каждого легкого), несущие артериальную кровь в левое предсердие.

Артериальная кровь поступает в легкие по **бронхиальным артериям** – сосудам большого круга кровообращения, которые отходят от грудной части аорты, несущей оксигенированную кровь из левого желудочка. Бронхиальные артерии питают стенку бронхов и легочную ткань. Из капиллярной сети, которая образуется разветвлением этих артерий, собираются **бронхиальные вены**, впадающие в непарную и полунепарную вены, а также частично в легочные вены. Давление крови в капиллярах большого круга высокое.

Между сосудами малого и большого кругов кровообращения функционирует сложная система анастомозов. Благодаря значительной емкости «двойного» микроциркуляторного русла в легких может накапливаться большой объем крови – до 700 мл.

Легкие **иннервируются** вегетативной нервной системой. Парасимпатическая иннервация осуществляется по волокнам блуждающего (X пара) нерва, стимуляция которых вызывает сокращение гладкой мускулатуры бронхиол. Раздражение симпатической системы (симпатические нервы от шейных и верхнегрудных узлов, диафрагмальный нерв), напротив, вызывает ее расслабление. Двигательные нервные волокна наиболее многочисленны возле пневмоцитов II типа. Считается, что в легких имеются и чувствительные нервные волокна.

Структурно-функциональные единицы и микроанатомия легочной ткани

Функциональной единицей легкого является **ацинус** (от лат. «ягода», «гроздь»). Число ацинусов в двух легких достигает 30 000. В одной легочной дольке насчитывается около 50 ацинусов. Функции ацинусов заключаются в проведении воздуха и оксигенации крови, т. е. насыщении ее кислородом и

освобождении от углекислого газа. Ацинус объединяет продолжение кондукторного (воздухоносного) отдела бронхиального дерева и его концевые разветвления, а также газообменный (респираторный) компонент легких (рис. 9).

Кондукторный (воздухоносный, проводниковый) отдел ацинуса. Ацинус – это система разветвлений одной *концевой (терминальной) бронхиолы*, делящейся на 14 – 16 *дыхательных (респираторных) бронхиол* первого порядка, которые дихотомически делятся на респираторные бронхиолы второго порядка. На их стенках уже начинают появляться бухтообразные выпячивания – альвеолярные пузырьки. Бронхиолы второго порядка, в свою очередь, дихотомически разветвляются на респираторные бронхиолы третьего порядка, затем дихотомически образующие 2 – 3 генерации *альвеолярных ходов* (до 1500), несущих на себе до 20 000 *альвеолярных мешочков*, стенка которых построена из легочных пузырьков – *альвеол*. Диаметр альвеолярных ходов около 100 мкм. Таким образом, ацинусы – концевые образования бронхиального дерева.

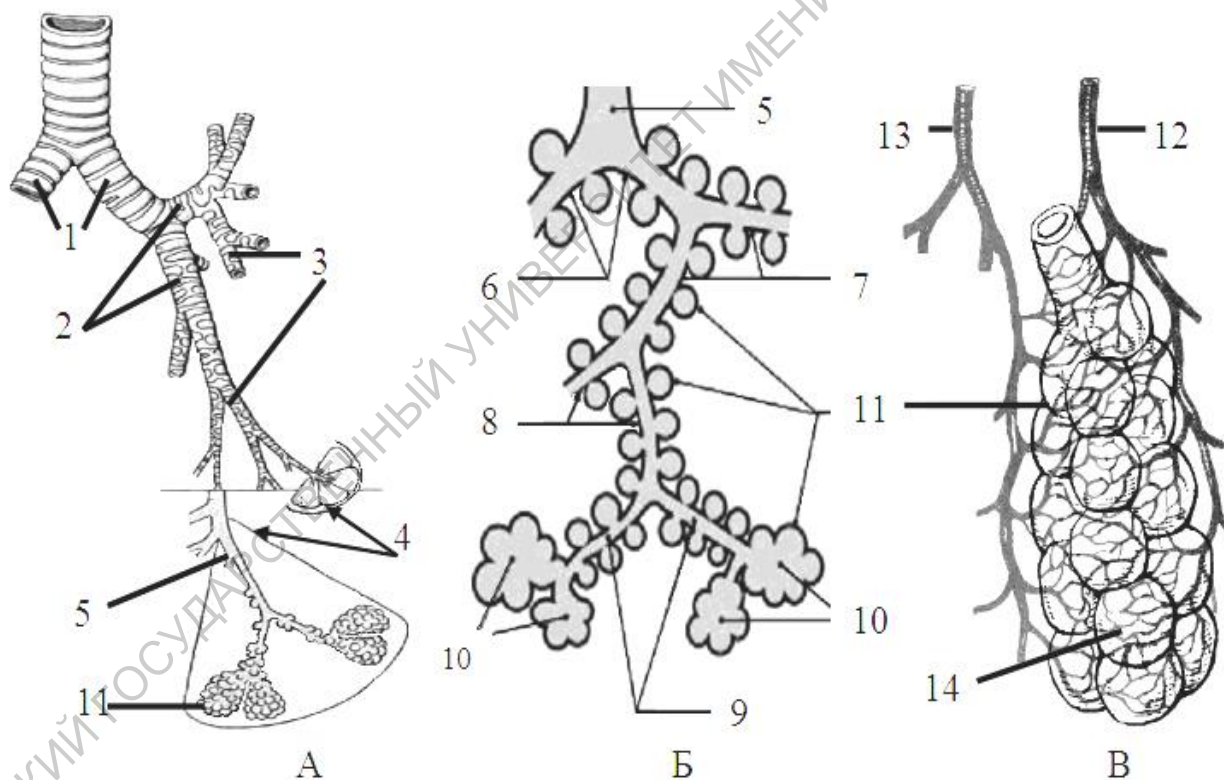


Рисунок 9 – Строение ацинуса легкого.

А – ацинусы как концевые отделы бронхиального дерева. Б – структуры ацинуса.

В – кровоснабжение ацинуса

(по А. А. Гладышевой, 1977; М. Р. Сапину, 2008; с изменениями) :

1 – главный бронх; 2 – долевые бронхи; 3 – сегментарные бронхи; 4 – ацинус;

5 – терминальная бронхиола; 6 – дыхательная бронхиола первого порядка;

7 – дыхательная бронхиола второго порядка; 8 – дыхательная бронхиола третьего порядка;

9 – альвеолярные ходы; 10 – альвеолярные мешочки; 11 – альвеолы; 12 – ветвь легочной артерии (венозная кровь); 13 – образование ветви (корня) легочной вены (артериальная кровь); 14 – микроциркуляторное русло на альвеолах, –

структуры, через которые происходит газообмен

Газообменный (респираторный) отдел ацинуса – альвеолы. Альвеолы открываются в альвеолярные мешочки, а те – в альвеолярные ходы. Важно особо подчеркнуть, что альвеолы, альвеолярные мешочки и ходы являются пространствами, содержащими воздух.

Альвеолы (легочные пузырьки) – полые эпителиальные образования неправильной, многоугольной формы и округлым входом. Они образуют **альвеолярное дерево**. Количество альвеол в двух легких человека достигает 600 – 700 млн, а их общая дыхательная поверхность колеблется в пределах от 40 м² при выдохе до 120 м² при вдохе. Диаметр альвеол новорожденного ребенка в среднем равен 150 мкм, взрослого – 280 мкм, в старости объем альвеол увеличивается за счет исчезновения некоторых межальвеолярных перегородок. Их диаметр достигает 300 – 350 мкм. На долю альвеол у молодого человека приходится около 57% ткани легких, на долю альвеолярных ходов – 27%.

В межальвеолярных стенках находятся не только густые сети кровеносных капилляров, но и **поры** – мелкие округлые или овальные отверстия, через которые может проходить воздух из одной альвеолы в другую – это так называемое **коллатеральное дыхание**. Это может оказаться необходимым при нарушении проникновения воздуха в отдельные альвеолы.

Клеточный состав альвеол: легочные пузырьки выстланы изнутри клетками однослойного респираторного эпителия, которые располагаются на базальной мембране (рис. 10). Эпителий альвеол представлен клетками двух типов: **респираторными (дыхательными, чешуйчатыми) альвеолоцитами** и **большими (гранулярными) альвеолоцитами**.

Преобладают **дыхательные альвеолоциты** (другое название – **пневмоциты I типа**), которые выстилают около 88% поверхности альвеол. Это сильно уплощенные клетки толщиной 0.1 – 0.2 мкм. Лишь в области залегания ядра, которое выбухает в просвет альвеолы, они утолщены. Такое строение в наибольшей степени способствует газообмену: через их цитоплазму происходит диффузия газов – кислорода и углекислого газа.

Большие (гранулярные) альвеолоциты (пневмоциты II типа) – крупные округлые клетки с большим округлым ядром, лежащие на базальной мембране между дыхательными альвеолоцитами и выступающие в просвет альвеолы. Обычно большие альвеолоциты располагаются группами по две-три клетки. В каждой такой клетке находится от 2 до 10 окруженных мембраной слоистых округлых **осмиофильных пластинчатых телец (цитосом)**, богатых фосфолипидами. Тельца больших альвеолоцитов постоянно вырабатывают основную часть **сурфактанта** – вещества липопротеиновой природы, выстилающего изнутри альвеолы в виде пленки. Основная функция сурфактанта – поддержание поверхностного натяжения альвеол, особенно маленьких, их способности к раздуванию при вдохе и противодействие спадению (ателектазу) при выдохе. Сурфактант поддерживает стабильность жизнедеятельности альвеол, однако всегда остается потенциальная опасность их ателектаза (спадения), что иногда наблюдается при заболеваниях легких. Особенно важна роль сурфактанта

при первом вдохе у новорожденного ребенка. Сурфактант также препятствует проникновению жидкости в просвет альвеол и обладает бактерицидностью. Считается, что отдельные большие альвеолоциты являются стволовыми клетками и источником восстановления клеточной выстилки альвеол.

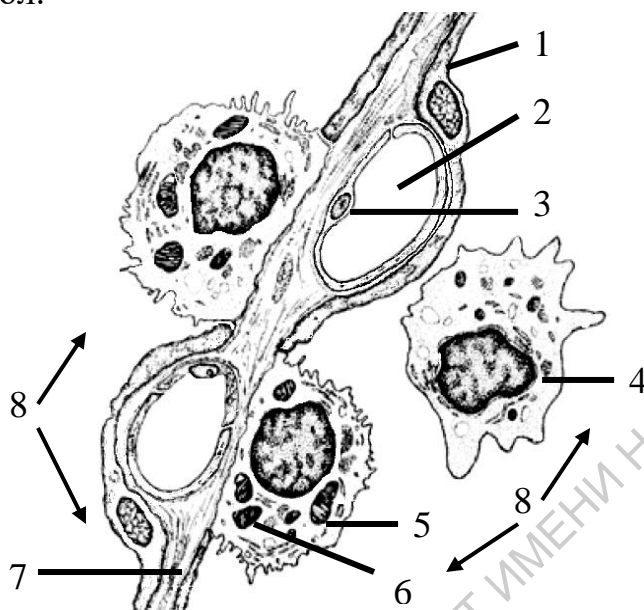


Рисунок 10 – Строение межалвеолярной перегородки
(по Г. Л. Биличу, В. А. Крыжановскому, 2008) :

1 – поверхностный альвеолоцит; 2 – просвет кровеносного капилляра; 3 – эндотелиальная клетка; 4 – альвеолярный макрофаг; 5 – большой альвеолоцит; 6 – осмиофильные тельца; 7 – эластическое волокно; 8 – просвет альвеол

В выстилке альвеол обнаруживается еще один вид клеток – **альвеолярные макрофаги**, имеющие моноцитарное происхождение, относящиеся к фагоцитарной (макрофагической) системе и активно фагоцитирующие частицы и сурфактант. Макрофаги могут мигрировать в просвет альвеол и ткань межалвеолярных перегородок.

Клетки Кларка – располагаются на уровне респираторных бронхиол, синтезируют некоторые компоненты сурфактанта, а также ферменты, его расщепляющие. Эти клетки участвуют в работе дезинтоксикационной и иммуномодулирующей систем легких, являются источником восстановления эпителия концевых бронхиол.

Строма ацинуса. Стенки терминальных и дыхательных бронхиол окружены густой сетью эластичных волокон и связаны с эластическими волокнами легочной паренхимы. Между спиральными пучками эластических волокон имеются пучки гладких мышечных клеток. Благодаря этому при вдохе бронхиолы не спадаются. Вход в каждую альвеолу окружен пучками гладких мышечных клеток. Альвеолы разделяются межалвеолярными перегородками толщиной 2–8 мкм. В каждой перегородке между альвеолами расположена густая сеть кровеносных капилляров, эластических, ретикулярных и коллагеновых волокон и клеток соединительной ткани. Эластические волокна позволяют альвеолам растягиваться и наполняться

воздухом, а коллагеновые волокна препятствуют перерастяжению альвеол. Однако эти волокна расположены довольно рыхло, чтобы служить опорой для кровеносных капилляров. Волокна вырабатываются фибробластами.

Альвеолы участвуют в формировании *аэрогематического (воздушно-кровяного) барьера*, через который происходит газообмен (рис. 11). Он очень тонок (в среднем 0.2 – 0.5 мкм), обладает избирательной проницаемостью и образован следующими структурами:

- тонкой цитоплазмой дыхательных альвеолоцитов (90 – 95 нм);
- базальной мембраной, на которой лежат альвеолоциты;
- базальной мембраной кровеносных капилляров, которая сливается с предыдущей мембраной (толщина общей мембраны 90 – 100 нм);
- цитоплазмой эндотелиоцитов, образующих стенку капилляра (толщиной 20 – 30 нм). Каждый капилляр граничит с одной или несколькими альвеолами;
- слоем сурфактанта, лежащим на поверхности альвеолоцитов.

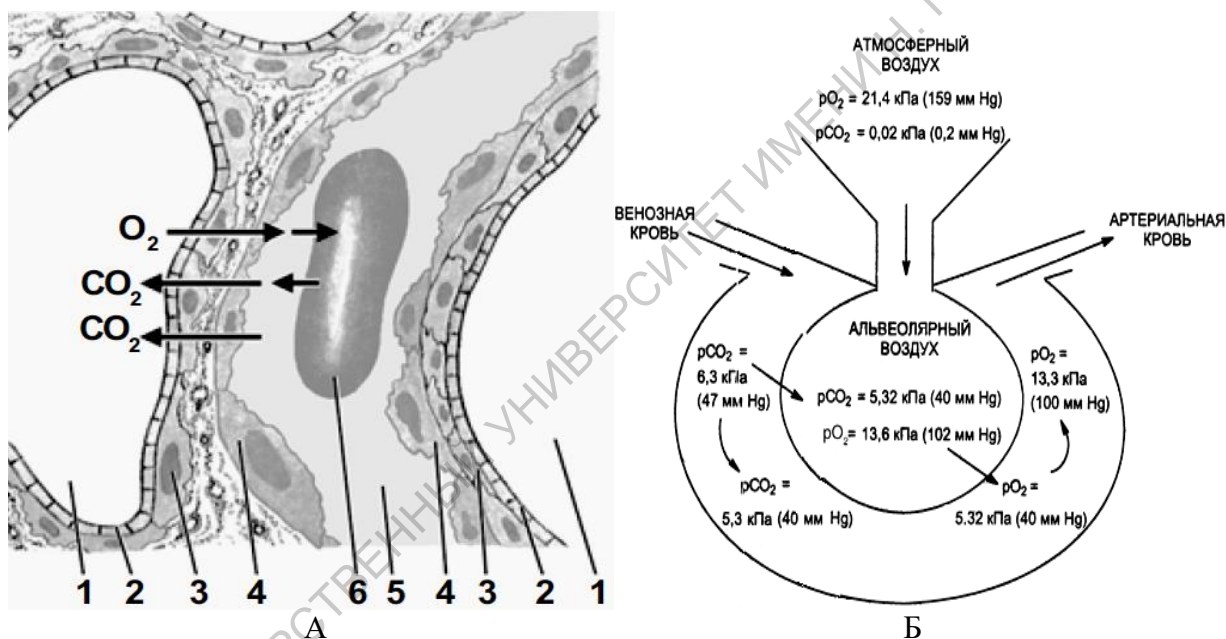


Рисунок 11 – Аэрогематический барьер (А) и схема газообмена (Б) в легком (по Г. Л. Биличу, В. А. Крыжановскому, 2008, с изменениями) :

- 1 – просвет альвеол; 2 – сурфактант; 3 – альвеолоцит; 4 – эндотелиоцит;
5 – просвет капилляра; 6 – эритроцит в просвете капилляра; стрелками показан путь кислорода и углекислого газа через аэрогематический барьер (между кровью и воздухом)

Функции легких

1. **Воздухоносные функции кондукторных отделов легких – воздухопроводение и легочная вентиляция.** Проведение воздуха от верхних дыхательных путей осуществляется по бронхиальному дереву и кондукторным отделам ацинусов. Для этого необходимо поддерживать постоянный диаметр этих структур. В связи с такой функцией стенка бронхов разных калибров несет хрящевые кольца. Хрящевая ткань сохраняется в стенке даже небольших по диаметру бронхов, что обеспечивает бронхиальному дереву значение каркаса, который способен оказывать сопротивление воздушной массе, поступающей в легкие при

вдохе. Значительная доля сопротивления воздушному потоку отводится именно мелким бронхам. Подсчитано, что калибр мелких бронхов во время вдоха возрастает в 5 раз, а длина – только в 2 раза. Просвет бронхиол уже регулируется гладкомышечной тканью, что делает проходимость этих концевых образований бронхиального дерева более лабильной.

Поступающий в легкие воздух увлажняется и согревается. Увлажнение воздуха обеспечивают слизистые и бокаловидные железистые клетки, которые располагаются среди мерцательных эпителиоцитов слизистой оболочки бронхиального дерева. Они секретируют слизистый секрет, который покрывает поверхность эпителиальной выстилки. Количество секретируемого содержимого может достигать 100 мл в сутки.

Согревание вдыхаемого воздуха в бронхиальном дереве, а также задержка примерно 30% выдыхаемых тепла и воды и профилактика высушивания альвеолярно-капиллярной мембраны легких, происходит благодаря *мертвому пространству*. Это объем газов в полости кондукторных отделов легкого и ацинуса, который не участвует в газообмене, и по сути, это объем последних порций вдоха. В анатомическом мертвом пространстве воздушный поток имеет наибольшую линейную скорость. Во время спокойного вдоха объемом 500 мл в альвеолы поступает только 350 мл вдыхаемого атмосферного воздуха. Остальные 150 мл вдыхаемого воздуха представляют собой *альвеолярный воздух*, который после газообмена задерживается в анатомическом мертвом пространстве в конце каждого выдоха.

В процессе *легочной вентиляции* – процесса передвижения воздуха к альвеолам и от них – непрерывно обновляется газовый состав альвеолярного воздуха. Величина легочной вентиляции определяется глубиной дыхания и частотой дыхательных движений (в норме их – 16 – 20). Во время дыхательных движений легкие человека заполняются вдыхаемым воздухом, объем которого является частью общего объема (емкости) легких. Для количественного описания легочной вентиляции общую емкость легких разделяют на несколько объемов. При этом, легочной емкостью называется сумма двух и более объемов.

Дыхательный объем (ДО) – объем воздуха, который вдыхает и выдыхает человек во время спокойного дыхания. Этот показатель называют также глубиной дыхания. У взрослого человека ДО составляет примерно 300 – 800 мл. Величина ДО зависит от разных факторов, таких как состояние покоя, нагрузки и положение тела.

Резервный объем вдоха ($PO_{вд}$) – объем воздуха, который человек может вдохнуть при максимально глубоком вдохе, сделанном после спокойного вдоха. Величина $PO_{вд}$ в норме составляет 50 – 60% от величины ЖЕЛ (2 – 3 л).

Резервный объем выдоха ($PO_{выд}$) – максимальный объем воздуха, который человек дополнительно может выдохнуть после спокойного выдоха. Он равен в среднем 1.0 – 1.4 л. Величина $PO_{выд}$ ниже в горизонтальном положении человека, чем в вертикальном, а также уменьшается при ожирении.

Остаточный объем (ОО) – объем воздуха, который остается в легких после максимального выдоха. Величина ОО равна 1.0 – 1.5 л.

Жизненная емкость легких (ЖЕЛ) включает в себя 3 показателя – ДО, $PO_{\text{вд}}$ и $PO_{\text{выд}}$. Это объем воздуха, который может выдохнуть человек при максимально глубоком медленном выдохе, сделанном после максимального вдоха. У мужчин ЖЕЛ варьирует в пределах 3.5 – 5.0 л. Для женщин типичны более низкие величины (3.0 – 4.0 л).

Измерение легочных объемов и емкостей имеет клиническое значение при исследовании функции легких у здоровых лиц и при диагностике заболевания легких человека. Измерение легочных объемов и емкостей обычно производят методами спирометрии и спирографии. Они могут снижаться при патологических состояниях, приводящих к ограничению расправления легких.

Альвеолярная вентиляция – непосредственное поступление воздуха в альвеолы. Это объем атмосферного воздуха, проходящий через легочные альвеолы за 1 мин. Она является частью общей легочной вентиляции и представляет собой сложный физико-химический процесс, который осуществляется в концевых отделах ацинусов – в альвеолярных ходах, альвеолярных мешках и самих альвеолах. Как отмечалось ранее, в альвеолах содержится уже альвеолярный воздух.

Вентиляция легких, в целом, обеспечивается активными дыхательными движениями грудной стенки и диафрагмы, а также сократительной способностью самого легкого в сочетании с деятельностью дыхательных путей. **Диафрагма** – главная дыхательная мышца, опускающаяся при вдохе (ее движение вниз в сторону брюшной полости на 1 см увеличивает объем грудной клетки на 300 мл). Объем грудной клетки во время вдоха возрастает и способствует понижению давления в плевральных полостях по сравнению с атмосферным, пассивному расширению легких и засасыванию в них воздуха. Выдох происходит при расслаблении дыхательных мышц и обусловлен уменьшением объема альвеол за счет эластической тяги.

2. **Респираторная (газообменная) функция легких.** После проведения воздуха в газообменный отдел ацинуса легкого начинается следующий этап дыхательного процесса: **диффузия кислорода** из альвеол в протекающую по капиллярам кровь и **диффузия углекислого газа** в обратном направлении – из крови в альвеолы, т. е. **легочный газообмен**. Происходит поглощение кислорода из альвеолярного воздуха, которое в покое составляет от 250 до 300 мл в мин, а также выделение углекислого газа – от 200 до 250 мл в мин. Кислород диффундирует через аэрогематический барьер, плазму крови и мембрану эритроцита, а CO_2 – в обратном направлении. Интенсивному газообмену между альвеолярным воздухом и кровью способствует незначительная толщина аэрогематического барьера. Общая толщина диффузии не превышает 5 мкм.

Процесс диффузии газов представляет собой свободное беспорядочное движение их молекул через дыхательную мембрану альвеол и жидкости во всех направлениях. Диффузия того или иного газа в одном направлении осуществляется благодаря градиенту парциальных давлений O_2 и CO_2 , а

также их концентраций, в альвеолярном воздухе и в крови. Давление газа прямо пропорционально концентрации молекул газа. Если концентрация одного газа в одной среде высокая, а в другой – низкая, то суммарная диффузия газа будет направлена из области с высокой концентрацией в область с низкой.

Состав атмосферного, альвеолярного и выдыхаемого воздуха представляет собой смесь газов, состоящих главным образом из кислорода, азота и углекислого газа. При этом, атмосферный воздух состоит примерно из 79% азота и 21% кислорода (углекислого газа 0.04%). Общее давление этой смеси на уровне моря равно 760 мм рт. ст. Скорость диффузии каждого из них прямо пропорциональна давлению, создаваемому только этим газом, т. е. давлению приходящемуся на долю данного газа в смеси газов. Это давление называют парциальным давлением данного газа – $p(O_2)$ и $p(CO_2)$ (*partialis* – частичный) – рис. 11 Б. Доля каждого газа в давлении их смеси находится в прямой пропорции с его концентрацией, поэтому 79% из 760 мм рт. ст. давления воздуха создается азотом (600 мм рт. ст.) и 21% кислородом (160 мм рт. ст.). Таким образом, парциальное давление азота в смеси составляет 600 мм рт. ст., парциальное давление кислорода – 160 мм рт. ст., а общее давление (760 мм рт. ст.) является суммой отдельных парциальных давлений. При этом состав альвеолярного воздуха, находящегося в альвеолах, отличается от атмосферного, вдыхаемого воздуха по концентрации содержащихся в нем газов: в нем меньше кислорода (14.2%) и большое количество углекислого газа (5.2%). Выдыхаемый воздух содержит 16.3% кислорода, а также 4.5% CO_2 (более чем в 100 раз больше чем во вдыхаемом воздухе). Объясняется это тем, что при выдохе к альвеолярному воздуху примешивается воздух, который находится в органах дыхания и воздухоносных путях.

Этап альвеолярного газообмена продолжается **стадией транспорта газов кровью**. Сразу после диффузии в эритроциты кислород связывается с гемоглобином, в результате чего образуется оксигемоглобин (HbO_2), который диффундирует к центру эритроцита, при этом валентность железа не меняется. Один грамм гемоглобина связывает 1.34 мл O_2 .

Гемоглобин (Hb) представляет собой хромопротеид – сложный белок, молекула которого состоит из четырех полипептидных цепей и железосодержащей части *гема* – протопорфирина, в центре которого находится ион двухвалентного железа. Содержание Hb в крови здорового взрослого человека составляет в среднем 158 г/л у мужчин и 140 г/л у женщин. Благодаря свойству гемоглобина вступать в соединение с кислородом и углекислым газом кровь способна поглощать эти газы в значительном количестве. В 100 мл артериальной крови содержится до 20 мл кислорода и до 52 мл углекислого газа. Одна молекула гемоглобина способна присоединить к себе четыре молекулы кислорода. Образующийся при этом оксигемоглобин представляет собой неустойчивое соединение. Известно, что 1 мл гемоглобина связывает 1.34 мл кислорода. В 100 мл крови содержится 15 г гемоглобина.

Транспорт кислорода к тканям продолжается этапом **тканевого дыхания**. Как известно, в тканях организма в результате непрерывного обмена веществ, интенсивных окислительных процессов расходуется кислород и образуется углекислый газ. При этом образуется энергия, необходимая для жизнедеятельности клеток. В гемокапиллярах оксигемоглобин освобождает кислород, который с тканевой жидкостью поступает к клеткам. Образовавшийся в тканях в процессе тканевого дыхания углекислый газ переходит (диффундирует) в кровь и соединяется с гемоглобином. При этом образуется непрочное соединение – **карбгемоглобин**. Быстрому соединению гемоглобина с углекислым газом способствует находящийся в эритроцитах фермент **карбоангидраза**. CO₂ диффундирует из эритроцитов только после его освобождения из химической связи. Во время прохождения через легочные капилляры эритроциты захватывают кислород, и в них увеличивается напряжение O₂, в то же время напряжение CO₂ в крови снижается. Следует подчеркнуть, что у здорового человека напряжение этих газов в крови становится практически таким же, как их парциальные давления в альвеолах. Оксид углерода (CO) обладает гораздо большим сродством к гемоглобину, чем кислород (в 350 раз). Его соединение с гемоглобином – **карбоксигемоглобин** (HbCO) распадается значительно медленнее, чем оксигемоглобин. Поэтому даже при малом содержании в воздухе оксида углерода гемоглобин соединяется не с кислородом, а с оксидом углерода. Поэтому снабжение организма кислородом, его транспорт к клеткам и тканям нарушается и прекращается. Человек в этих условиях задыхается и может погибнуть из-за отсутствия поступления кислорода в ткани.

3. **Гомеостатическая функция легких и их вклад в функционирование буферных систем.** Для того, чтобы подчеркнуть гомеостатическую функцию легких, важно отметить, что водородный показатель (рН) артериальной крови человека колеблется в узких пределах – от 7.37 до 7.43. Постоянство этого показателя и кислотно-щелочного равновесия поддерживается работой буферных систем. Буферные системы (от англ. *to buff* – смягчать толчки) – это совокупность механизмов и веществ, сохраняющих постоянство рН крови при разнонаправленном поступлении в нее продуктов с кислой или основной реакцией. Мощной буферной системой является бикарбонатная, которая напрямую связана с процессами газообмена в легких. Бикарбонатная буферная система состоит из пары соединений: относительно слабой угольной кислоты, образующейся при гидратации CO₂, и сопряженного более сильного основания, ее соли – бикарбоната:



При излишнем поступлении кислоты в кровь, например, молочной, которая сильнее, чем угольная, происходит увеличение количества протонов, которое ведет к смещению равновесия в сторону образования слабо диссоциирующей угольной кислоты. Угольная кислота сдвигает эту реакцию в направлении образования CO₂, который выводится через легкие во время дыхания. Возникает своеобразная открытая система бикарбонатного буфера

в легких, благодаря которой напряжение свободного CO_2 в крови поддерживается на постоянном уровне. Этот процесс и обеспечивает поддержание постоянства рН.

В то же время, рН крови и напряжение в ней CO_2 и O_2 могут воздействовать на нейроны дыхательных центров продолговатого мозга как непосредственно, так и путем возбуждения особых рецепторов – хеморецепторов, которые расположены в стенках некоторых крупных сосудов (общей сонной артерии, дуге аорты). Так, увеличение напряжения CO_2 в артериальной крови (гиперкапния) приводит к повышению минутного объема дыхания. Как правило, при этом возрастают как дыхательный объем, так и частота дыхательных движений. Если снижается рН артериальной крови, по сравнению с нормальным уровнем, вентиляция легких увеличивается. Снижение напряжения O_2 в артериальной крови (гипоксия) также сопровождается увеличением вентиляции легких.

4. Защитные и иммунные функции легких.

4.1. Одна из защитных функций кондукторных отделов легких – **удаление пылевых частиц**. Легкие с их огромной суммарной площадью дыхательной поверхности ($50 - 100 \text{ м}^2$) представляют собой самую большую поверхность организма, соприкасающуюся с агрессивной окружающей средой. В легкие из окружающей среды поступает воздух, содержащий различные примеси в виде неорганических и органических частиц животного и растительного происхождения, газообразных веществ и аэрозолей, а также инфекционных агентов: вирусов и бактерий. Проходя по путям бронхиального дерева, воздух освобождается от посторонних примесей и поступает в респираторный отдел очищенным от пылевых частиц и микроорганизмов, что поддерживает стерильность альвеолярного пространства.

Пылевые частицы удаляются с восходящим током слизи, которая выделяется бокаловидными клетками слизистой оболочки бронхиального дерева. Развивается процесс **мукоцилиарного транспорта**: слизь с прилипшими к ней частицами оттекает вверх против направления движения вдыхаемого воздуха благодаря ритмичным движениям миллионов тонких микроресничек. Каждый мерцательный эпителиоцит имеет до 200 ресничек со средней длиной 6 мкм. Они совершают до 250 колебаний в минуту, что обеспечивает движение слизистого секрета по поверхности слизистой оболочки. Находящийся в виде капель слизистый секрет в процессе движения образует хлопья, из которых формируются более крупные структуры – диски. В результате деятельности ресничек бронхи не только освобождаются от микроорганизмов, но и сокращается время их контакта с клеткой эпителия до 0.1 с, что затрудняет инвазию микроорганизмов в ткань. Эффективность транспорта зависит как от функционального состояния реснитчатого эпителия, так и от вязкости и эластичности слизи.

Механическое удаление инородных частиц осуществляется также защитными дыхательными рефлексам: чиханием и кашлем.

4.2. В альвеолах ацинусов ресничек нет, и осаждаемые здесь пылевые частицы размером менее 2 мкм (до 90% поступающих агентов), а также часть

сурфактанта и продукты деструкции тканей, поглощаются крупными подвижными клетками с фагоцитарной активностью – **альвеолярными макрофагами** (**пыльными клетками**). Они располагаются между альвеолоцитами и выступают в альвеолярное пространство; в их цитоплазме часто содержатся посторонние включения (угольный пигмент, асбестовые нити и др.). Погибшие макрофаги с мокротой проглатываются или выделяются во внешнюю среду. Часть альвеолярных макрофагов вместе с поглощенными частичками мигрирует с альвеолярной поверхности внутрь и перемещается в состав лимфы. Продолжительность их жизни – от нескольких месяцев до нескольких лет. В защите легких от инородных агентов также участвуют **нейтрофилы**.

4.3. Кроме мукоцилиарного транспорта и фагоцитоза защиту поверхности разных отделов ацинусов обеспечивают неспецифические гуморальные механизмы (лизоцим, интерферон, лактоферрин, иммуноглобулины). **Интерферон** уменьшает количество вирусов, которые колонизируют эпителиальные клетки ацинусов; **лактоферрин** связывает железо, необходимое для жизнедеятельности бактерий, и благодаря этому оказывает бактериостатическое действие. **Лизоцим** расщепляет гликозаминогликаны клеточной оболочки микробов, после чего они становятся нежизнеспособными.

Важным звеном гуморальной системы местного иммунитета является **секреторный иммуноглобулин А (sIgA)**, содержание которого в слизи бронхиального дерева в 10 раз выше, чем в сыворотке крови. Основное защитное действие sIgA проявляется в его способности агглютинировать бактерии и препятствовать их фиксации на слизистой оболочке, а также нейтрализовывать токсины. Кроме того, sIgA в присутствии комплемента осуществляет лизис бактерий совместно с лизоцимом. Бронхиальный секрет содержит иммуноглобулины и других классов, являющиеся компонентами общего гуморального иммунитета.

5. **Метаболические функции и участие в обмене веществ** заключаются в их участии в синтезе, депонировании, активации и разрушении различных биологически активных веществ. Способность легочной ткани регулировать уровень ряда этих веществ в крови получила название «эндогенный легочной фильтр» или «легочный барьер». Легкие являются единственным органом в организме, куда поступает весь минутный объем крови: их объемный кровоток в 4 раза больше печеночного. Именно поэтому в легких сосредоточена значительная часть всех эндотелиальных клеток организма, выстилающих кровеносные сосуды. Эндотелию легочных капилляров принадлежит роль регулятора, своеобразного фильтра, который определяет состав биологически активных веществ в крови. Эндотелий обладает поглотительным и ферментным механизмами такой регуляции. Первый механизм обеспечивает поступление ряда веществ из кровеносного русла в клетку, где они депонируются, а затем подвергаются инактивации ферментами. Второй механизм обеспечивает деградацию ряда веществ без

стадии депонирования путем контакта их с фиксированными на поверхности эндотелия активными ферментами.

Основные метаболические функции легких следующие:

5.1. Легкие служат главным **местом временного хранения и инактивации** (поглощения и ферментной трансформации) таких биологически активных веществ, как **серотонин** и **ацетилхолин**, **норадреналин** и **гистамин**. В легких человека инактивируются 90 – 95% **простагландинов** группы **E** и **F**. Все эти вещества обладают разными вазоактивными свойствами и влияют на состояние гладкой мышечной ткани бронхов и легочных сосудов, определяют размер просвета бронхов и обменные процессы в тканях легких. Многие из них могут резко высвободиться в кровь при патологии.

5.2. Легкие обладают самой мощной ферментной системой, разрушающей такое вазоактивное вещество, расширяющее сосуды, как **брадикинин**.

5.3. В мелких углублениях (кавеолах) на внутренней поверхности легочных капилляров локализуется большое количество **ангиотензинконвертирующего фермента**, который катализирует процесс превращения ангиотензина I в ангиотензин II. **Ангиотензин I** – единственное вещество, полипептид, активируемый в легочных сосудах. **Ангиотензин II** – мощный сосудосуживающий агент, примерно в 50 раз более активный, чем его предшественник.

5.4. В эндотелии легочных сосудов сосредоточены ферменты, которые осуществляют синтез таких вазоактивных веществ, как **тромбоксан B₂** и **простагландины**. Они вызывают агрегацию тромбоцитов, способствуя тем самым тромбообразованию, и, кроме того, оказывают мощное сосудосуживающее действие. При анафилаксии или приступе бронхиальной астмы эти сильнодействующие вазоактивные вещества, а также гистамин, избыточно поступают из эндотелия в кровь, вызывая негативные эффекты.

5.5. Разные отделы ацинусов легких играют определенную роль в **свертывании крови** в нормальных и патологических условиях. Они регулируют агрегатное состояние крови благодаря своей способности синтезировать факторы свертывающей и противосвертывающей систем (тромбопластин, белки-факторы свертывания крови VII и VIII). В ткани ацинусов содержится много тучных клеток, синтезирующих противосвертывающее вещество – **гепарин**. Легкие являются основным источником **тромбопластина**, который сосредоточен в эндотелии легочных капилляров. В зависимости от концентрации тромбопластина в крови эндотелиальные клетки увеличивают или уменьшают его выработку.

5.6. Легочная ткань обеспечивает как синтез, так и деструкцию **белков** и **липидов** с помощью синтеза протеолитических и липолитических ферментов. В ней подвергаются разрушению содержащиеся в крови агрегаты клеток, капель жира, тромбоэмболы и бактерии. Легкие участвуют в образовании фосфолипидов, входящих в состав **сурфактанта**. Важную роль играет также синтез белков стромы, так как структурная основа легких

образована коллагеном и эластином. Известно, что при патологии в легких из лейкоцитов или макрофагов выбрасываются протеазы, вызывающие распад белков, в результате чего возникает эмфизема – состояние повышенной патологической воздушности легочной ткани. Большое значение имеет также обмен углеводов, особенно выработка мукополисахаридов, входящих в состав бронхиальной слизи.

6. Нейроэндокринные функции. В ткани легких обнаружено до 40 типов клеток, в той или иной степени обладающие эндокринной активностью и связанные с нервными окончаниями. Среди них в легких обнаружены нейроэндокринные клетки *АПУД-системы (апудоциты)*, к которым относятся *клетки Фейтера* и *Кульчицкого*, способные синтезировать адренокортикотропный и антидиуретический гормоны соответственно. Эндокринными клетками легочной ткани осуществляется продукция значительного числа регуляторных пептидов, бомбезина (стимулирует секрецию желез), кальцетонина (регулирует кальциево-фосфорный обмен).

7. Выделительная функция легких и участие в водном балансе. Процессы газообмена, происходящие в легких, обеспечивают удаление из внутренней среды организма летучих метаболитов и эндогенных веществ – аммиака, ацетона, этанола и др. Кроме того, за счет мерцательного эпителия удаляются продукты обмена веществ самой легочной ткани и эпителия воздухоносных путей, например, продукты деградации сурфактанта. Через слизистую оболочку дыхательных путей испаряется значительное количество воды (от 400 мл в покое и до 1 л при усиленном дыхании). Гиперсекреция желез слизистой оболочки верхних дыхательных путей имеет место при нарушениях выделительной функции почек, в этом случае через слизистую оболочку выделяется много мочевины, которая, разлагаясь, образует аммиак, определяющий соответствующих запах изо рта.

8. Участие легких в терморегуляции. Поверхность легких по сравнению с кожей имеет большую площадь; альвеолы проницаемы для молекул воды практически так же, как и для молекул кислорода; с внешней стороны поверхность легких покрыта альвеолярной жидкостью. Именно это предопределяет способность легочной ткани к парообразованию и испарению с поверхности легких. За счёт испарения воды с поверхности альвеол в выдыхаемый воздух обеспечивается теплоотдача. Тем самым легкие способствуют работе потовых желез и кожи.

9. Депонирование крови. Легкие служат резервуаром крови в организме. Объём крови в лёгких составляет около 500 мл, в среднем около 9% от общего объёма крови всей системы кровообращения. Это количество легко может изменяться в два раза в ту или другую сторону от нормального объёма. Потеря крови из большого круга кровообращения при кровотечении может быть частично компенсирована выбросом крови из лёгких в кровеносную систему. Во время кровообращения легкие изменяют рН крови, облегчая изменения в парциальном давлении углекислого газа.

Контрольные вопросы и задания для самостоятельной работы студентов по теме

1. Выполните рисунок строения ацинуса легкого в рабочей тетради. Обозначьте его ключевые структуры. Каково их участие во внешнем дыхании? Ответ поясните при использовании табл. 3:

Таблица 3 – Некоторые особенности строения ацинуса легкого

Отдел ацинуса	Вид эпителия, выстилающего этот отдел	Название клеток в этом эпителии	Морфология клеток	Функции клеток и процессы в этом отделе ацинуса
1	2	3	4	5

2. В чем заключаются отличия в анатомии ворот правого и левого легкого?

3. В чем заключаются морфологические и функциональные различия кондукторного (воздухоносного) и газообменного (респираторного) отделов в строении ацинуса легкого?

4. Выберите правильные ответы. Эпителий, выстилающий альвеолы, содержит клетки: 1) пневмоциты I типа; 2) пневмоциты II типа; 3) мерцательные; 4) щеточные; 5) бокаловидные; 6) секреторные (клетки Кларка); 7) эндокринные.

5. Какие факторы и в какой степени обеспечивают эластичность легких?

6. Определите, верно ли утверждение. Альвеолы при вдохе не спадаются, потому что в межальвеолярных перегородках имеются гладкие миоциты, регулирующие размер полости альвеол.

7. Выберите правильные ответы. Почему при увеличении объема полости грудной клетки во время вдоха увеличивается и объем лёгких: 1) потому что лёгочная ткань эластична; 2) благодаря отрицательному давлению в межплевральной щели; 3) благодаря эластичности лёгочной ткани и отрицательному давлению в межплевральной полости; 4) под действием атмосферного давления воздуха?

8. Объем легких при выдохе уменьшается, в результате чего они освобождаются от воздуха, насыщенного углекислым газом. Объясните, какие структуры межальвеолярных перегородок альвеол легких принимают активное участие в уменьшении объема альвеол?

9. Чем обусловлена смена вдоха и выдоха? Какие мышцы принимают участие в акте вдоха и выдоха?

10. Назовите ключевые структуры аэрогематического (воздушно-кровяного) барьера. Какова их функциональная роль? В мокроте больного обнаружены эластические волокна. Предположите, какие изменения в строении аэрогематического барьера являются причиной появления этого симптома? Какие последствия могут наблюдаться при гибели эластической ткани ацинуса легкого?

11. Объясните роль альвеолярных макрофагов в формировании защитных и иммунных функций легочной ткани.

12. Определите, верно ли утверждение: в межальвеолярных перегородках могут откладываться инородные и/или пылевые частицы, вдыхаемые с воздухом, потому что они проникают через респираторные эпителиоциты путем эндоцитоза.

13. При длительном курении или вдыхании запыленного воздуха в тканях легкого накапливаются частицы дыма или пыли, вследствие чего розовый цвет легкого меняется, вплоть до черного. Что происходит с этими инородными частицами при попадании в просвет альвеол? Какие клетки ацинусов легкого принимают участие в «борьбе» с ними?

14. Что такое сурфактант, в чем его функциональное значение и какие клетки его вырабатывают?

15. Определите, верно ли утверждение: пневмоциты (альвеолоциты) II типа синтезируют в легких фосфолипиды сурфактанта, потому что эти клетки являются стволовыми (камбиальными).

16. Легочная альвеола покрыта изнутри тонкой пленкой жидкости, предупреждающей высыхивание альвеолы при дыхании. Однако эта жидкость, обладающая значительным поверхностным натяжением должна мешать расширению альвеол (особенно в начале вдоха) и способствовать нежелательному слипанию альвеол в конце выдоха. Что предотвращает наступление таких эффектов?

17. В чем состоят отличия в строении стенки бронхов, бронхиол и альвеол?

18. Выберите правильные ответы. Легкие выполняют ряд нереспираторных функций, кроме: 1) депонирования крови; 2) активации вазоактивных веществ; 3) выделения из организма летучих веществ; 4) регуляции углеводного обмена; 5) участия в регуляции свертывания крови.

19. Какие отделы ацинуса легкого, которые в наибольшей степени способны к изменению просвета (в том числе участвуют в формировании состояния спазма при бронхиальной астме)? В связи с каким строением и почему эти структуры наиболее подвержены спазму?

20. В каких отделах воздухоносных путей есть эпителиальные клетки, вырабатывающие слизь? Как они называются? Каково функциональное значение этого секрета в работе легких?

21. Выберите правильный ответ. Легочная вентиляция – это ...
1) газообмен между внешней средой и тканями; 2) газообмен между внешней средой и лёгкими; 3) газообмен между лёгкими и кровью; 4) газообмен между кровью и тканями.

22. В чем заключаются анатомические и физиологические различия правого и левого легкого?

23. Какие легочные объемы Вы знаете? Каков состав вдыхаемого, выдыхаемого, альвеолярного воздуха и объясните различия в их составе? Выберите правильный ответ. Дыхательный объём – это ... 1) объём воздуха, который человек вдыхает при максимальном вдохе; 2) объём воздуха, который человек вдыхает за 1 мин; 3) объём воздуха, который человек вдыхает или выдыхает при обычном дыхательном движении; 4) объём воздуха, который человек вдыхает после обычного выдоха.

24. При каком выдохе из легких удаляется резервный объем выдоха?

25. При каком вдохе в легкое заходит резервный объем вдоха?

26. Какими свойствами характеризуется альвеолярный воздух?

27. Почему состав выдыхаемого воздуха отличается от состава альвеолярного?

28. Чем объяснить относительно постоянный состав альвеолярного воздуха?

29. Выберите правильный ответ. ЖЕЛ – это... 1) объём воздуха, который человек выдыхает после максимального вдоха; 2) объём воздуха, который человек выдыхает после обычного выдоха; 3) объём воздуха, который человек вдыхает за 1 мин; 4) объём воздуха, который человек вдыхает при обычном дыхательном движении.

30. Выберите правильный ответ. ЖЕЛ у взрослого человека в покое:
1) 1500 – 3500 мл; 2) 3000 – 5500 мл; 3) 5500 – 7500 мл; 4) 7500 – 9500 мл;
5) 9500 – 11500 мл.

31. Выберите правильные ответы. Кислородная ёмкость крови – это...
1) количество O_2 , которое может связать 1 л крови; 2) количество O_2 , которое может связать 100 г гемоглобина; 3) количество O_2 , которое может связать 100 мл крови; 4) количество O_2 , которое может связать 200 г гемоглобина.

32. В каком случае наблюдается наибольшее повышение легочной вентиляции: при вдыхании воздуха с пониженным содержанием O_2 , с повышенным содержанием CO_2 или при дыхании воздухом, обогащенным CO_2 и обедненным O_2 ?

33. На каком принципе основано передвижение газов в организме?

34. Что называют парциальным давлением газов?

35. Какая сила обуславливает переход газов через альвеолярную стенку и стенку капилляров?

36. Объясните роль хеморецепторов и механорецепторов в регуляции дыхания.

37. Как осуществляется вдох и выдох при спокойном дыхании? Человек произвел несколько частых и глубоких вдохов и выдохов. Что произойдет после этого с дыханием и почему?

38. При каком дыхании тратится больше энергии: спокойном или глубоком, почему?

39. Какое дыхание более эффективно: глубокое или частое, почему?

40. Во время физической работы длительность произвольной задержки дыхания меньше, чем в покое. Чем это можно объяснить?

41. Выберите правильный ответ. При каких условиях повышается возбудимость дыхательного центра, а дыхание углубляется и учащается:
1) при повышении в крови концентрации O_2 ; 2) при снижении в крови концентрации O_2 и CO_2 ; 3) при повышении в крови концентрации O_2 и CO_2 ; 4) при повышении в крови концентрации CO_2 .

42. Содержание химически связанного кислорода в крови экспериментального животного резко уменьшилось под влиянием отравления угарным газом. Вызовет ли это возбуждение хеморецепторов, регулирующих функцию дыхательного центра?

ГЛАВА 5. ПОЧКА: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ

Биометрия и расположение почки человека

Почка – парный орган, масса которого составляет 120 – 200 г. Каждая почка достигает в длину 10 – 12 см, в ширину 5 – 6 см, толщина ее около 4 см. Цвет почек чаще темно-коричневый. Почки прилежат к задней стенке брюшной полости, т. е. расположены забрюшинно (экстраперитонеально). Левая почка несколько длиннее правой и больше по массе. Почки расположены на уровне XII грудного и трех верхних поясничных позвонков. Верхние 2/3 правой почки прилегают к печени, а верхняя треть левой почки – к желудку. Правая почка располагается на 2 – 3 см ниже, чем левая. К верхнему полюсу каждой почки прилегают надпочечники.

Морфология

Почка имеет бобовидную форму с закругленными верхним и нижним полюсами (рис. 12). На вогнутой медиальной поверхности почки находится углубление, ведущее в небольшую почечную пазуху. Здесь располагаются **почечные ворота**, в состав которых входят почечная артерия, почечные вены, нервы, почечная лоханка и начало мочеточника.

Снаружи каждая почка погружена в капсульный аппарат, который предохраняет ее от сотрясений и фиксирует в забрюшинном пространстве. Капсульный аппарат представлен плотной **фиброзной капсулой**. Снаружи от нее располагается толстый слой жировой клетчатки - **жировая капсула**. Последняя спереди покрыта **внутрибрюшинной фасцией**.

Внутри почки функционирует полая **чашечно-лоханочная система** выведения мочи: 7 – 8 **малых чашечек**, из которых образуется 2 – 3 **большие чашечки**. Большие чашечки, сливаясь друг с другом, образуют одну общую полость – **почечную лоханку**, которая, постепенно суживаясь, переходит в мочеточник. Внутри полости малой почечной чашечки обращены **почечные сосочки** (их в каждой почке может быть от 5 до 15; иногда в одну чашку обращены два или три сосочка, соединенных вместе). На вершине каждого сосочка открываются от 10 до 20 и более сосочковых отверстий. Это **решетчатое поле**, которое составляют устья мочевых канальцев, формирующихся из собирательных трубочек, в каждую из которых открывается 15 – 20 **нефронов**. Моча, образовавшаяся в нефронах, через сосочковые отверстия поступает в малые, а затем в большие почечные чашечки и лоханку, переходящую в мочеточник. Стенки почечных чашечек, лоханки, мочеточников и мочевого пузыря в основном построены одинаково: они состоят из слизистой оболочки, покрытой переходным эпителием, мышечной и адвентициальной оболочек.

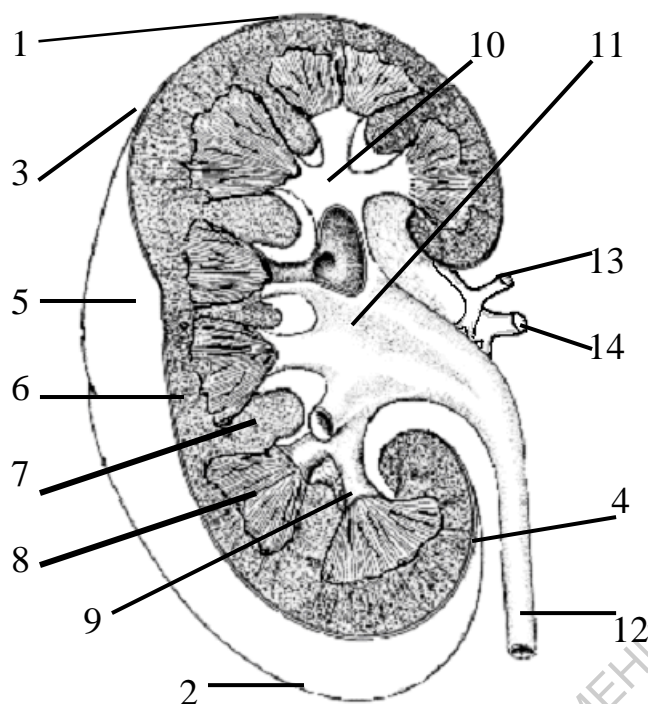


Рисунок 12 – Правая почка во фронтальном разрезе (схема)
(по М. Р. Сапину, 2008, с изменениями) :

- 1 – верхний полюс; 2 – нижний полюс; 3 – латеральная поверхность;
4 – медиальная поверхность; 5 – фиброзная капсула почки; 6 – корковое вещество;
7 – почечные столбы коркового вещества; 8 – мозговое вещество (почечные пирамиды);
9 – малые почечные чашки; 10 – большие почечные чашки; 11 – почечная лоханка;
12 – мочеточник; 13 – почечная вена; 14 – почечная артерия

На фронтальном разрезе паренхимы почки различают наружное, темно-коричневое **корковое вещество** и внутреннее, ярко-красное **мозговое вещество**. В корковом веществе видны мелкие зерна и красные точки, представляющие собой почечные тельца. В мозговом веществе заметна продольная исчерченность – это канальцевые части нефронов. Корковое вещество проникает вглубь мозгового в виде **почечных столбов (колонок Бертини)**. Из мозгового вещества в корковое проникают мозговые лучи, состоящие из собирательных трубочек. При этом мозговое вещество разделено почечными столбами на 7 – 12 **пирамид**. Основание каждой пирамиды направлено к наружной поверхности почки, а ее верхушка несет почечные сосочки, обращенные в малую чашечку. Каждая пирамида входит в состав доли почки, т. е. в макроанатомии почки принято выделять дольковое строение.

Кровоснабжение и иннервация

Главным сосудом, который кровоснабжает почку, является **почечная артерия** – парная ветвь брюшной аорты. По ней в течение суток через почки человека проходит около 1500 – 1700 л крови. Вступив в ворота почки, артерия делится на две ветви, которые последовательно разветвляются на все более мелкие сосуды. В корковое вещество отходят многочисленные

междольковые артерии, направленные перпендикулярно коре почки. От каждой междольковой артерии отходит большое количество **приносящих клубочковых артериол**. Приносящие клубочковые артериолы образуют фенестрированные гемокапилляры **сосудистого клубочка**, который входит в состав **почечного тельца** коркового нефрона. Из почечного тельца выходит меньшая по диаметру **выносящая клубочковая артериола**, которая еще раз ветвится на гемокапилляры, которые образуют микроциркуляторное русло вокруг нефрона и питают его канальцы. Таким образом формируется «**чудесная артериальная сеть**» почки, состоящая из двух систем кровеносных капилляров. Одна из них – сосудистый клубочек – соединяет два артериальных сосуда. И только вторичная (типичная) капиллярная сеть лежит на пути между артериями и венами. По ней кровь оттекает в венулы, продолжающиеся в междольковые вены, впадающие затем в дуговые и далее в междольковые вены. Последние, сливаясь, образуют **почечную вену**, которая несет кровь из почки в нижнюю полую вену.

Структурно-функциональные единицы и функциональная микроанатомия почечной ткани

Основной СФЕ почки является **нефрон** (рис. 13). В каждой почке насчитывается более 1 млн нефронов, которые функционально связаны с кровеносными сосудами. В почке преобладают **кортикальные нефроны**, почечные тельца которых располагаются в ее корковом веществе, а их петли неглубоко проникают в мозговое вещество. Около 20% нефронов находится глубоко в корковом веществе на границе с мозговым – это **юкстамедуллярные нефроны**. Эти нефроны прямого участия в мочеобразовании не принимают: их система кровоснабжения отличается от кортикального кровоснабжения: приносящая и выносящая клубочковые артериолы имеют одинаковый диаметр. Эти нефроны выполняют роль шунтов, образуя самый короткий и легкий путь перехода крови из артерий в вены.

1. **Соединительнотканная строма** формируется от фиброзной почечной капсулы и выполняет опорно-трофические функции по отношению к нефронам. В различных слоях почки волокнистая соединительная ткань развита неодинаково. В мозговом и корковом веществе ее немного, она очень рыхлая. В пограничном слое между корковым и мозговым веществом соединительная ткань развита лучше всего и представлена в основном ретикулярными волокнами и ретикулярными клетками.

2. **Микроциркуляторное гемокапиллярное русло и рабочий компонент паренхимы почки. Экскреторные функции почечной паренхимы.** Нефрон включает 2 ключевых отдела: **почечное (мальпигиево) тельце** и **систему канальцев**. Почечное тельце образовано двумя элементами: **сосудистым клубочком** и **капсулой клубочка (капсулой Шумлянско-Боумана, боуменовой капсулой)**. Канальцевая часть нефрона делится на три части: **проксимальный извитой каналец, петля Генле** и **дистальный**

извитой каналец, длина которых в каждом нефроне составляет от 50 до 55 мм, а во всех нефронах одной почки – около 100 км. Таким образом, в нефроне выделяют пять функционально разных частей. Дистальный извитой каналец открывается в **собирающую трубочку** (рис. 13 Б).

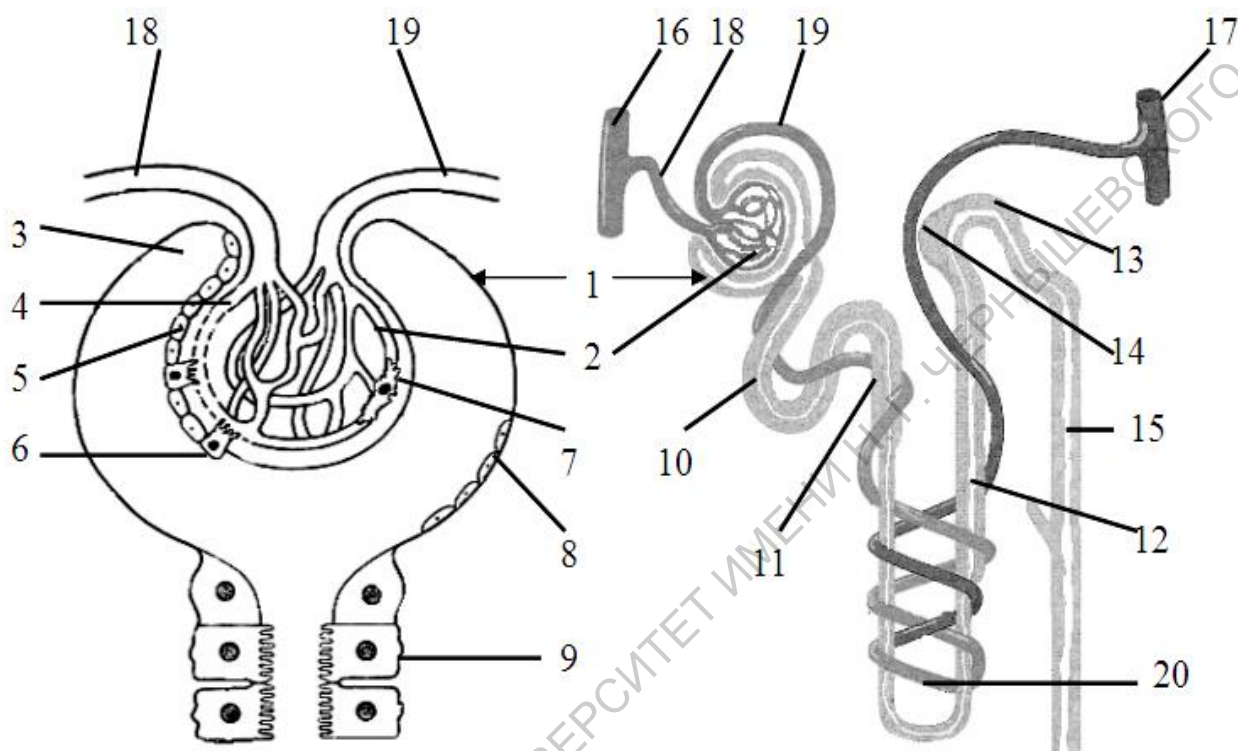


Рисунок 13 – Строение и кровоснабжение нефрона (схема)

(по Ю. И. Афанасьеву и др., 2002; с изменениями) :

- 1 – капсула почечного тельца (капсула Шумлянско-Боумена);
- 2 – сосудистый клубочек почечного тельца; 3 – боуменово пространство капсулы;
- 4 – фенестрированные кровеносные капилляры;
- 5 – эпителиоциты гломерулярного слоя капсулы; 6 – подоциты; 7 – макрофаг;
- 8 – плоские эпителиоциты капсулярного слоя капсулы;
- 9 – каемчатые эпителиоциты проксимального извитого канальца;
- 10 – проксимальный извитой каналец нефрона; 11 – нисходящее колено петли нефрона (петли Генле); 12 – восходящее колено петли Генле; 13 – дистальный извитой каналец нефрона; 14 – плотное пятно; 15 – собиравательная трубочка; 16 – ветвь почечной артерии;
- 17 – ветвь почечной вены; 18 – приносящая клубочковая артериола;
- 19 – выносящая клубочковая артериола; 20 – «чудесная артериальная сеть»

В почечном тельце происходит **первая фаза мочеобразования – фильтрация**, которая представляет собой транспорт низкомолекулярных веществ и катаболитов из плазмы крови в капсулу нефрона, что приводит к образованию **первичной мочи**. Рассматривая строение почечного тельца, необходимо отметить, что капсула Шумлянско-Боумена окружает гемокapилляры сосудистого клубочка, который образован приносящей клубочковой артериолой. При этом клубочковая артериола образует внутри капсулы около 50 капиллярных петель. Сама боуменова капсула состоит из однослойного эпителия, который определяет ее форму, напоминающую двустенную чашу. Внутренний слой клеток этой чаши прилежит к

сосудистому клубочку и называется *гломерулярным* (или *висцеральным*). Он образует глубокие складки, которые охватывают каждую петлю сосудистого клубочка. Наружный слой капсулы построен из эпителиоцитов плоской формы и называется *капсулярным*. Между наружным и внутренним слоями располагается полость капсулы – *боуменово пространство*.

Кровь, текущая в капиллярах сосудистого клубочка, отделена от боуеновой полости тремя структурами – гемокapиллярной стенкой, эпителием гломерулярного слоя капсулы нефрона и его базальной мембраной. Из этих структур формируется *почечный (клубочковый) фильтрационный барьер*, имеющий толщину около 0.2 мкм. Небольшие молекулы, такие как вода, электролиты, ионы Na^+ , Cl^- , глюкоза, мочеви́на, аминокислоты и белки массой до 30 кДа свободно проходят через клубочковый фильтр в просвет капсулы. Однако крупномолекулярные белки и форменные элементы крови проходить через почечный барьер в норме не могут. Кроме того, поскольку белки в растворе обычно несут отрицательный заряд, для них определённое препятствие составляет отрицательно заряженный полисахаридный слой – *гликокаликс*, покрывающий поверхность гломерулярного слоя. В связи с функционированием почечного барьера, фазу фильтрации в мочеобразовании часто называют *ультрафильтрацией*.

Фильтрационной функции сосудистого клубочка способствует строение стенки его капилляров. Она состоит из окончатых эндотелиоцитов и хорошо фенестрирована, т. е. имеет множество пор и напоминает сито. Состав клеток гломерулярного слоя капсулы нефрона разнообразный: он включает опорные эпителиоциты, клетки гладкомышечного типа, макрофаги и *подоциты*. Эти клетки самые многочисленные в этом слое, крупные клетки неправильной формы, с ядром, в котором много инвагинаций. Подоциты имеют несколько длинных, широких отростков, в которых присутствуют *цитотрабекулы*. От крупных отростков подоцитов отходит множество небольших отростков – *цитоподий*, или *педикул*. Такие «ножки» плотно «распластаны» на поверхности гемокapилляров клубочка и увеличивают площадь поверхности, что имеет решающее значение для эффективности фильтрации. Просветы, разделяющие цитоподии, соединяются с просветом капсулы и называются *фильтрационными щелями*, или *диафрагмами*. Белок *нефрин*, который синтезируется подоцитами, участвует в регуляции просвета этих щелей. Через фильтрационные щели в течение суток через стенку капилляров клубочка в просвет капсулы фильтруется до 180 – 200 л первичной мочи, что в 15 – 20 раз превышает объём циркулирующей крови. Иными словами, вся жидкость крови за сутки успевает профильтроваться приблизительно 20 раз; из 10 л протекающей через почки крови отфильтровывается 1 л первичной мочи. По своему составу фильтрат представляет собой плазму, практически лишённую белков: количество глюкозы, аминокислот, низкомолекулярных комплексов, свободных ионов, а также азотсодержащих продуктов белкового

обмена – **креатинина, мочевины, мочевой кислоты** в первичной моче совпадает с их количеством в плазме крови.

Таким образом, в почечном тельце формируется путь, по которому проходят фильтрующиеся вещества при образовании первичной мочи: кровь → эндотелий капилляров → трехслойная базальная мембрана, на которой лежат эндотелиальные клетки капилляров клубочка и отростки подоцитов → фильтрационные щели между цитоподиями подоцитов → полость капсулы.

Фильтрация обусловлена высоким давлением в капиллярах сосудистого клубочка (60 – 70 мм рт. ст. по сравнению с 30 мм рт. ст. в капиллярах других органов). Созданию высокого давления в клубочковых капиллярах способствует заметная разница в диаметре сосудов, приносящих кровь в клубочки (**приносящих клубочковых артериол**) и уносящих из них кровь (**выносящих клубочковых артериол**). Приносящие артериолы клубочков имеют в 2 раза больший диаметр, чем выносящие артериолы. Таким образом, капиллярная сеть клубочка, функцией которого является удаление из плазмы крови веществ, подлежащих выведению из организма, находится между двумя артериальными сосудами.

Первичная моча из полости капсулы поступает в проксимальный извитой каналец. В каналцевой части нефрона осуществляется **вторая фаза мочеобразования – реабсорбция** – обратное всасывание из первичной мочи в кровь большей части воды, аминокислот и белков, глюкозы, витаминов, ионов кальция, калия, магния и некоторых солей, что приводит к образованию **вторичной мочи**. Реабсорбция – активный процесс, протекающий с затратой энергии. В результате второй фазы мочеобразования в течение суток из 150 – 200 л первичной мочи образуется 1.5 л конечной (вторичной) мочи.

Проксимальный извитой каналец начинается от капсулы нефрона и имеет значительную длину около 14 мм и диаметр 50 – 60 мкм. Он образован одним слоем высоких цилиндрических эпителиальных клеток – **нефроцитов**, на апикальной поверхности которых имеется исчерченная щеточная каемка, состоящая из множества микроворсинок, благодаря которым увеличивается площадь реабсорбции. Около 85% натрия и воды, а также все белки, глюкоза, аминокислоты, кальций, фосфор из первичной мочи всасываются именно в проксимальных отделах каналцев нефронов.

Из проксимального извитого каналца уменьшившийся в результате реабсорбции объем изотонической первичной мочи попадает в **петлю Генле**. Тонкая нисходящая часть этой петли (тонкий каналец около 15 мкм в диаметре) создает условия для реабсорбции в проксимальном извитом каналце. Через выстилающие ее плоские клетки в небольших количествах продолжает всасываться вода (факультативная реабсорбция). Восходящая часть петли широкая (диаметр около 30 мкм), в ней концентрируется мочевина, в результате чего фильтрат становится гипертоническим.

Прилегающая к короткому дистальному извитому каналцу соединительная ткань и ее основное вещество обладают способностью

удерживать положительно заряженные ионы и, следовательно, создавать область повышенного осмотического давления. Кроме того, часть этих ионов секретируется в нисходящие отделы петли Генле, увеличивая концентрацию ионов в тонком отделе этого участка канальца нефрона. Здесь создается постоянно поддерживаемый круговорот ионов, что еще больше увеличивает местное осмотическое давление. Благодаря этому через стенки дистального извитого канальца происходит обратное поступление «полезных» ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- в тканевую жидкость. Электролиты накапливаются в стромах канальцев и создают повышенное осмотическое давление тканевой жидкости мозгового вещества. Таким образом, в моче, поступающей в дистальный извитой каналец, снижается осмотическое давление; моча становится вначале изотонической, а затем – гипотонической.

Из дистального извитого канальца такая вторичная моча поступает в **собирательные трубочки**, выстланные кубическим и призматическим эпителием. Среди эпителиальных клеток присутствуют **темные нефроциты** – клетки призматической формы, вырабатывающие соляную кислоту, которая подкисляет мочу и обладает антимикробным действием. До того, как фильтрат покинет нефрон в виде мочи, в собирательные трубочки могут также секретироваться различные вещества, например, ионы NH_4^+ , креатинин, гистамин, адреналин, метаболиты лекарств, которые затем выводятся в чашечно-лоханочную систему в составе вторичной мочи. Иногда эти процессы подкисления мочи и переноса ионов из крови в просвет трубочки называют **третьей фазой мочеобразования – канальцевой секрецией**.

Однако самым главным процессом, который происходит в собирательных трубочках, является образование гипертонической мочи. В них при действии **антидиуретического гормона** (АДГ) гипофиза активизируется синтез и выведение гидролитических ферментов из эпителиальных клеток. Ферменты действуют на межклеточные контакты эпителия собирательных трубочек, образуют «водные каналы» и резко увеличивают их проницаемость для воды. Гипотоническая моча, поступающая в трубочки из дистального извитого канальца, проходит по ним в области почки, где в окружающих ее прослойках соединительной ткани имеется зона повышенного осмотического давления. Поэтому вода из полости собирательной трубочки выходит через ее стенку в область повышенного осмотического давления. Благодаря наличию здесь сосудов с током крови в проксимальном направлении, противоположным току мочи, избыток воды быстро выводится из этой области и замещается новой порцией воды из просвета собирательной трубочки. При достаточно большом количестве крови и интенсивном кровообращении такого рода **противоточная осмотическая система** работает очень эффективно. Благодаря ей в дистальных отделах собирательной трубочки формируется гипертоническая вторичная моча, которая выводится наружу через мочевыводящие пути почки. Таким образом, в формировании вторичной мочи активное участие принимает не только эпителий канальцев нефрона, но

и сопредельная соединительная ткань, ее сосудистые и эндокринные компоненты. Проходя по разным отрезкам нефрона фильтрат несколько раз меняет свою концентрацию, превращаясь во вторичную мочу.

В образовавшейся путем реабсорбции вторичной моче уже нет сахара, аминокислот и витаминов. В то же время во вторичной моче резко повышена концентрация сульфатов, фосфатов, мочевины (2%), мочевой кислоты (0.05%), креатинина (0.075%) и других веществ, которые не всасываются из канальцев нефронов в кровь. Концентрация мочевины во вторичной моче в 67 раз больше, чем в крови; креатинина – в 75 раз больше; а сульфатов – в 90 раз больше, чем в крови. Выделяемая из организма моча представляет собой жидкость светло-желтого цвета, в которой содержится 95% воды и 5% твердых веществ.

Как отмечалось ранее, образовавшаяся в почках моча из собирательных трубочек поступает в чашечно-лоханочную систему почки, а из лоханки – в мочеточники. По мочеточникам, благодаря перистальтическим движениям их стенок, моча по каплям проводится в мочевой пузырь, где она временно накапливается до его опорожнения через мочеиспускательный канал.

4. Эндокринный компонент почечной паренхимы и ее эндокринная функция. Почки являются не только органами выделения, но и своеобразной железой внутренней секреции. Эндокринная система почек участвует в регуляции почечного кровообращения и мочеобразования, а также оказывает влияние на общую гемодинамику и водно-солевой обмен в организме. Эндокринная система почек складывается из трех аппаратов: **юкстагломерулярного (ЮГА), простагландинового и калликреин-кининового.**

Юкстагломерулярный аппарат, в свою очередь, включает: **юкстагломерулярные клетки, плотное пятно и юкставаскулярные клетки** (рис. 14).

Юкстагломерулярные клетки (от лат. *juxta* – около, *glomerulus* – клубочек) располагаются в стенке приносящей и выносящей артериол, имеют кубическую форму, светлую цитоплазму, содержат развитый синтетический аппарат и секреторные гранулы. Функция юкстагломерулярных клеток заключается в выделении фермента – **ренина**. Под его влиянием происходит расщепление альфа-глобулина плазмы крови – **ангиотензиногена**, синтезирующегося в печени. Из него в крови образуется малоактивный декапептид **ангиотензин I**. Под действием ферментов в кровеносном русле происходит превращение ангиотензина I в октапептид **ангиотензин II**, – мощное сосудосуживающее вещество, способствующее повышению артериального давления и стимулирующее секрецию **альдостерона** в кровь из коры надпочечников. Под влиянием альдостерона повышается реабсорбция натрия и хлора в дистальных извитых канальцах. Все перечисленные выше каскадные реакции в настоящее время называются **ренин-ангиотензин-альдостероновой системой (РААС)**.

Юкстагломерулярные клетки также вырабатывают почечный **эритропоэтический фактор (эритропоэтин)**. Это гликопротеин, который

стимулирует образование эритроцитов, повышает артериальное давление, вызывает усиленное потребление костным мозгом железа, меди, витамина В₁₂, приводящее к снижению их уровней в плазме крови. Эритропоэз в красном костном мозге активно стимулируется эритропоэтином при снижении в артериальной крови количества оксигемоглобина и напряжения кислорода.

Между приносящей и выносящей артериолами клубочка в зоне перехода восходящего колена петли Генле в дистальный отдел канальца нефрона находится участок, называемый *плотным пятном* – *macula densa* (рис. 14). Плотное пятно располагается в той части стенки дистального канальца, которая проходит рядом с капиллярным клубочком между приносящей и выносящей артериолой. Клетки плотного пятна узкие, высокие, лежат на тонкой базальной мембране. Функция плотного пятна заключается в рецепции натрия в протекающей по дистальному канальцу моче. Если в моче много натрия, то клетки плотного пятна воздействуют на юкстагломерулярные клетки, выделяющие ренин. В результате этого повышается артериальное давление и внутрикапиллярное давление в капиллярах клубочков, усиливается фильтрация компонентов плазмы крови (образование первичной мочи) и реабсорбция натрия (под влиянием альдостерона). Это приводит к уменьшению содержания натрия в первичной моче, прекращению возбуждения плотного пятна, прекращению воздействия плотного пятна на юкстагломерулярные клетки и снижению секреции ренина.

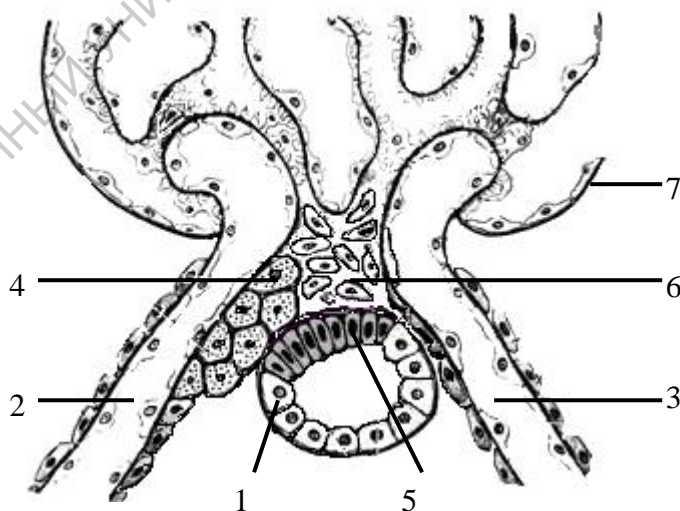


Рисунок 14 – Юкстагломерулярный аппарат почки
(по Ю. И. Афанасьеву и др., 2002, с изменениями) :

- 1 – просвет дистального извитого канальца нефрона; 2 – приносящая клубочковая артериола; 3 – выносящая клубочковая артериола; 4 – юкстагломерулярные клетки; 5 – плотное пятно; 6 – юкстаартериальные клетки; 7 – сосудистый клубочек

Юкстаартериальные клетки располагаются в треугольнике между приносящей и выносящей артериолами и капиллярным клубочком. Эти клетки называются *клетками Гурмагига*. Отростки этих клеток проходят между петлями сосудистого клубочка нефрона. Предполагается, что эти

клетки способны вырабатывать ренин в том случае, если истощаются юкстагломерулярные клетки.

Простагландиновый аппарат представлен интерстициальными клетками мозгового вещества почек, светлыми клетками собирательных трубочек, способными вырабатывать простагландины. **Интерстициальные клетки** имеют веретеновидную форму и отростки, которые контактируют с гемокapиллярами и канальцами нефронов. В этих клетках содержится хорошо развитый синтетический аппарат и гранулы простагландинов. Простагландины (например, A_2 и E_2) – группа липидных физиологически активных веществ, оказывающих разнообразные влияния на слизистую оболочку желудка, бронхов, гемокapилляры, в целом, расширяют сосуды, снижают артериальное давление и реабсорбцию натрия из канальцев нефронов. Поэтому при активации интерстициальных клеток благодаря простагландинам в моче увеличивается количество натрия.

Калликреин-кининовый аппарат представлен **нефроцитами дистальных извитых канальцев**. Из плазмы крови в цитоплазму нефроцитов поступают предшественники **кининогенов**. При воздействии фермента **калликреина**, содержащегося в нефроцитах, на кининогены в их цитоплазме образуются биологически активные пептиды **кинины** (например, **брадикинин**), которые активируют секрецию простагландинов из клеток простагландинового аппарата. В результате этого воздействия снижается артериальное давление и реабсорбция натрия и воды из почечных канальцев, что приводит к повышению содержания натрия в окончательной моче и увеличению диуреза. Таким образом, с участием нефронов почек формируется еще одна ключевая протеолитическая система организма – **калликреин-кининовая система** (ККС), которая участвует в регуляции широкого спектра физиологических функций организма и развитии многих патологических состояний.

Функции почек

1. **Выделительная (эксреторная) функция** заключается в образовании мочи и выведении из организма продуктов метаболизма белков (мочевины, солей аммония, креатинина, фосфатов и сульфатов), нуклеиновых кислот (мочевой кислоты); избытка воды, солей, питательных веществ (микро- и макроэлементов, витаминов, глюкозы); гормонов и их метаболитов. Выделительная функция почек обеспечивается главными процессами мочеобразования – фильтрацией и реабсорбцией, которые протекают в разных отрезках нефрона (см. выше «Микроциркуляторное гемокapиллярное русло и рабочий компонент паренхимы почки. Эксcretорные функции почечной паренхимы»).

Известно, что при катаболизме белков, нуклеиновых кислот и других азотосодержащих соединений образуются токсичные вещества (главным образом, аммиак), которые при избыточном накоплении в организме нарушают нормальное течение основных физиологических процессов.

Аммиак весьма токсичен даже в малых концентрациях; благодаря хорошей растворимости и небольшому молекулярному весу он легко диффундирует через любую поверхность, соприкасающуюся с водой. Поэтому его экскреция в неизменном виде сопровождалась бы выделением очень большого количества жидкости. В связи с этим, у человека в печени из аммиака синтезируются малорастворимые в воде, малотоксичные для организма азотсодержащие вещества, например, мочевины и мочевая кислота. В течение суток из организма через почки с мочой выводится 25 – 30 г мочевины и до 25 г неорганических веществ. Почки являются единственным органом, выделяющим серную и фосфорную кислоты, образующиеся при обмене белков.

Реакция мочи зависит от состава потребляемой человеком пищи. При употреблении преимущественно мясных продуктов моча имеет кислую реакцию, овощей – щелочную или нейтральную. Употребление в пищу свежей моркови, свеклы может привести к окрашиванию мочи в розовый цвет. Появление крови и белка в моче почти всегда является результатом развивающихся функциональных расстройств и патологий в нефронах и органах мочевыделительной системы.

2. **Антитоксическая функция:** обладая главной, выделительной функцией, почки также выводят из организма экзогенные вещества: ядовитые вещества, всосавшиеся в кишечнике, а также многие лекарственные препараты.

3. **Гомеостатическая функция** – регуляция и поддержание постоянства кислотно-щелочного, водно-солевого и электролитного состава, осмотического давления, постоянства ионного состава, рН и объема межклеточной жидкости и, в целом, внутренней среды организма.

Почки поддерживают относительное равновесие между количеством выводимых из организма веществ и их поступлением в организм, а также между количеством образующегося метаболита и его выведением. Путем выведения кислых или основных продуктов и регулирования буферных емкостей жидких сред организма, почки вместе с дыхательной системой обеспечивают поддержание кислотно-щелочного состояния и постоянство активной реакции среды (рН) – *изогидрию*. В организме благодаря работе почек поддерживается водный, ионный и осмотический гомеостаз, а также *изоволюмия* – состояние относительного постоянства объемов циркулирующей крови, внеклеточной и внутриклеточной жидкостей. Например, в течение суток человек потребляет примерно 2.5 л воды, в том числе 1500 мл в жидком виде и около 650 мл с твердой пищей. Кроме того, в процессе метаболизма белков, жиров и углеводов образуется еще около 400 мл воды. При этом из организма вода выводится преимущественно через почки в количестве до 1.5 – 2.5 л в сутки.

Суточный диурез преимущественно определяется количеством выпитой жидкости. Механизмы, регулирующие диурез, очень разнообразны. Например, поскольку всасывание воды в канальцах нефрона и собирательных трубочках регулируется антидиуретическим гормоном (АДГ)

задней доли гипофиза – **вазопрессин**, который усиливает обратное всасывание воды из первичной мочи в канальцах нефрона, в почках происходит регуляция количества образования вторичной мочи и концентрации веществ, не подвергающихся обратному всасыванию. При недостатке поступления в организм воды повышается концентрация солей в крови и ее осмотическое давление, что приводит к раздражению расположенных в гипоталамусе осморорецепторов, которые передают информацию нейроэндокринным клеткам ядер гипоталамуса, вырабатывающим АДГ. АДГ усиливает проницаемость эпителия дистальных извитых канальцев и собирательных трубочек, в результате чего выделяется меньшее количество концентрированной мочи. При избытке воды происходит обратная реакция: уменьшается секреция вазопрессина и увеличивается диурез. Если выделение АДГ по каким-то причинам прекращается, то резко возрастает диурез (до 20 – 25 л в сутки). Заболевание называется **несахарный диабет**. Однако стоит учитывать, что реабсорбция только 15% воды зависит от действия антидиуретического гормона (факультативная реабсорбция), реабсорбция же большей части воды (около 85%) от данного гормона не зависит.

На гомеостатическую функцию почек влияют и гормоны коры надпочечников (**минералокортикоиды** и **глюкокортикоиды**), а также **паратгормон** паращитовидных желез и гормон щитовидной железы – **тиреокальцитонин**. Так, глюкокортикоиды регулируют выведение воды через почечный фильтрационный барьер. Гормон мозгового вещества надпочечников **адrenalин** уменьшает мочеиспускание. Минералокортикоид **альдостерон** увеличивает реабсорбцию натрия и калия в канальцах нефрона, сохраняя эти ионы в организме. При этом также происходит уменьшение мочеиспускания.

Гормон паращитовидных желез и тиреокальцитонин регулируют выведение кальция и неорганического фосфата: тиреокальцитонин угнетает канальцевую реабсорбцию фосфата, повышает скорость выведения фосфата, кальция и хлористого натрия, а паратгормон оказывает аналогичное влияние на фосфаты, уменьшает скорость выведения кальция, тормозит реабсорбцию Na^+ и HCO_3^- и секрецию H^+ клетками проксимальных извитых канальцев.

Нервная регуляция гомеостатической функции почек связана с **симпатическим влиянием** вегетативной нервной системы, которое приводит к сужению почечных сосудов и усилению реабсорбции – уменьшению мочеиспускания. При **парасимпатическом влиянии** наблюдаются обратные эффекты.

4. Участие почек в регуляции системного артериального давления (АД). Почкам принадлежит основная роль в механизмах долговременной регуляции АД крови через изменение выделения воды и хлорида натрия из организма. Посредством синтеза и секреции различного количества ренина и других факторов (простагландинов, брадикинина) почки принимают участие в механизмах быстрого регулирования АД.

5. Инкреторная функция почек – способность синтезировать и выделять в кровь ряд биологически активных веществ, необходимых для жизнедеятельности организма. Эта функция обеспечивается работой и строением ЮГА, простагландинового и калликреин-кининового аппаратов (см. выше «Эндокринный компонент почечной паренхимы и ее эндокринная функция»).

В почках также завершается образование активной формы витамина D₃ – **кальцитриола**, необходимого для абсорбции кальция и фосфатов из кишечника и их реабсорбции из первичной мочи, что обеспечивает достаточный уровень этих веществ в крови и их депонирование в костях. Таким образом, через синтез и выделение кальцитриола почки обеспечивают регуляцию поступления кальция и фосфатов в организм и в костную ткань.

6. Метаболическая функция почек заключается в их активном участии в метаболизме питательных веществ и, прежде всего, углеводов. Почки, наряду с печенью, являются органом, способным синтезировать глюкозу из других органических веществ (**глюконеогенез**) и выделять ее в кровь. В условиях голодания до 50% глюкозы может поступать в кровь из почек.

Почки также принимают участие в метаболизме белков, а именно в расщеплении белков, реабсорбированных из вторичной мочи, образовании аминокислот (аргинина, аланина, серина и др.), ферментов (урокиназы, ренина) и гормонов (эритропоэтина, брадикинина) с их секрецией в кровь.

В почках образуются важные компоненты клеточных мембран липидной и гликолипидной природы – **фосфолипиды, фосфатидилинозитол, триацилглицеролы, глюкуроновая кислота** и другие вещества, поступающие в кровь.

Контрольные вопросы и задания для самостоятельной работы студентов по теме

1. Выполните рисунок строения нефрона в рабочей тетради. Обозначьте его ключевые структуры. Каково их расположение в почке и участие в мочеобразовании? Ответ поясните при использовании табл. 4:

Таблица 4 - Некоторые особенности строения и функционирования нефрона

Вещество почки	Отдел нефрона	Вид эпителия, выстилающего этот отдел	Название и виды клеток в этом эпителии	Функции клеток и процессы в этом отделе нефрона
Корковое вещество				
Мозговое вещество				

2. Какие части корковых нефронов составляют корковый и мозговой слои почки?

3. Выберите правильный ответ. В одной почке здорового человека содержится нефронов около: 1) 2 миллионов; 2) 1 миллиона; 3) 500 тысяч; 4) 300 тысяч; 5) 50 тысяч.

4. Выберите правильный ответ. Сколько процентов от всех нефронов почки составляют юкстамедуллярные нефроны: 1) 1; 2) 3; 3) 15; 4) 30; 5) 50.

5. В чем заключаются особенности кровоснабжения почки в связи с участием этого органа в мочеобразовании? Что такое «чудесная артериальная сеть» почки?

6. На фотографии представлены два почечных тельца. У одного – приносящая и выносящая клубочковые артериолы имеют одинаковый диаметр, у другого – приносящая клубочковая артериола заметно больше, чем выносящая. К каким нефронам относятся эти почечные тельца? В каком из них образуется больше мочи?

7. Найдите верные утверждения: 1) из боуменова пространства капсулы нефрона фильтрат (первичная моча) поступает в канальцевую систему; 2) боуменово пространство находится между капсулой и сосудистым клубочком; 3) подоциты входят в состав капсулярного слоя боуменовой капсулы; 4) боуменово пространство находится между капсулярным и гломерулярным слоями капсулы нефрона; 3) подоциты входят в состав гломерулярного слоя боуменовой капсулы.

8. При электронной микроскопии почечного тельца обнаружены клетки, имеющие большие отростки, от которых отходят многочисленные более мелкие отростки. Как называются эти клетки? В каких структурах почки они локализуются?

9. На гистологическом препарате почки видны три канальца. Один имеет диаметр 60 мкм, выстлан однослойным цилиндрическим эпителием, несущим на апикальной поверхности щеточную каемку. Просвет канальца плохо выражен. В другом канальце щеточная каемка отсутствует, цитоплазма эпителиоцитов прозрачна, просвет широкий. Диаметр этого канальца – 20 – 50 мкм. Третий каналец – имеет диаметр 13 – 15 мкм и выстлан однослойным плоским эпителием. Какие это канальцы? О чем свидетельствует наличие щеточной каемки на апикальной поверхности нефроцитов?

10. Укажите, где именно и в каком количестве образуется первичная моча? Назовите структуры почечного фильтра.

11. Как доказать, что первичная моча, появляющаяся в проксимальном отделе мочевого канальца, – есть ультрафильтрат плазмы крови?

12. Почему отдельные компоненты в составе конечной мочи оказываются разными по концентрации?

13. В восходящей части петли Генле нефрона в эксперименте удалось затормозить всасывание натрия. Как это повлияет на объем выделенной мочи?

14. Выберите правильный ответ. Реабсорбция белка и аминокислот осуществляется в: 1) петлях Генле; 2) канальцах Беллини; 3) собирательных трубочках; 4) проксимальных канальцах; 5) дистальных извитых канальцах.

15. В моче у больного обнаружены эритроциты (гематурия). Патологий мочевыводящих путей в ходе обследования не обнаружено. В результате поражений каких отделов нефрона эритроциты попали во вторичную мочу?

16. Выберите правильный ответ. Регуляция кислотно-основного состояния организма почками происходит путем: 1) секреции калия; 2) реабсорбции белка; 3) реабсорбции натрия; 4) реабсорбции глюкозы; 5) секреции хлорида аммония.

17. В ходе эксперимента в сонную артерию крысы введен 2 – 3% раствор хлорида натрия. Как повлияет такое воздействие на диурез?

18. Во время эксперимента кровяное давление в почке снизилось из-за наложения лигатуры на почечную артерию и сравнялось с коллоидно-осмотическим давлением. Как это отразится на образовании мочи?

19. В эпителии дистального отдела прямого канальца нефрона на стороне, обращенной к сосудистому полюсу клубочка, при микроскопировании обнаружены ядра эпителиоцитов, тесно прилегающие друг к другу. Базальная мембрана не выражена. Что это за структура нефрона, и каково ее функциональное значение?

20. Что представляет собой процесс канальцевой секреции?

21. Какие структуры составляют чашечно-лоханочную систему почки, и каковы их главные функции?

22. Какова эндокринная функция почек, и с какими структурами нефрона она связана? Ответ поясните при использовании табл. 5:

Таблица 5 – Функции эндокринных клеток почечной ткани

Название эндокринных клеток	Их расположение в нефроне и в почке	Некоторые особенности строения	Название веществ, которые вырабатываются этими клетками	Ключевые эффекты действия этих веществ
1	2	3	4	5

23. Верны ли следующие утверждения: 1) плотное пятно располагается в дистальном отделе прямого канальца нефрона; 2) плотное пятно располагается в составе юкстагломерулярного аппарата (комплекса) нефрона.

24. В результате разрастания соединительной ткани в почке и сужения просвета почечной артерии – снижены приток крови и кровяное давление в приносящих клубочковых артериолах. Как изменятся функции юкстагломерулярного комплекса и артериальное давление пациента?

25. Могут ли нарушения в строении и функционировании нефронов быть причиной артериальной гипертензии? Ответ обоснуйте.

26. Выберите правильный ответ. Ренин синтезируется в: 1) подоцитах; 2) мезангиальных клетках; 3) фенестрированном эндотелии; 4) перитубулярных капиллярах; 5) клетках юкстагломерулярного аппарата.

27. Известно, что почки вырабатывают ренин. Через какие сосуды почки это вещество поступает в кровь? Какими эффектами обладает это вещество?

28. Известно, что при стрессе у человека и животных вырабатываются антидиуретический гормон и адреналин. На какие структуры нефронов действуют эти вещества? Как это влияет на мочеобразование?

29. Больной выделяет большое количество неконцентрированной мочи, не содержащей сахара. Какой процесс в почках нарушен? Какое нарушение функций эндокринной системы можно предположить у него?

30. Верны ли следующие утверждения: 1) альдостерон синтезируется в клубочковой зоне надпочечников; 2) альдостерон стимулируется ангиотензином II; 3) альдостерон стимулируется АКТГ и ионами калия; 4) альдостерон повышает реабсорбцию натрия в обмен на калий в дистальных канальцах и собирательных трубчатках; 5) альдостерон синтезируется в дистальных канальцах почек.

31. Выберите правильный ответ. Эритропоэтин вырабатывается в почках в: 1) юкстагломерулярном аппарате; 2) вставочных клетках собирательных трубочек; 3) клетках восходящего отдела петли Генле; 4) области *macula densa* дистальных канальцев; 5) фибробластах перитубулярного интерстиция.

32. Верно ли следующее утверждение: при снижении артериального давления и повышении концентрации натрия в моче внутри дистального отдела нефрона происходит выброс ренина. Это связано с тем, что ренин необходим для активизации ангиотензина и стимуляции выброса альдостерона.

33. Верно ли следующее утверждение: интерстициальные клетки входят в состав ЮГА почек, потому что они вырабатывают простагландины?

ГЛАВА 6. ЯИЧКО: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ

Биометрия яичка и его расположение в организме

Семенная железа, или семенник, яичко (*testes*) – парный орган эллипсоидной формы, у человека весом 15 – 30 г и размером 4.5 x 3 см. Яички расположены интраперитонеально в кожно-мышечном мешке – мошонке – выпячивании брюшной стенки между корнем полового члена и промежностью. Мошонка – терморегуляторный орган, поддерживающий температуру яичек более низкой, чем температура тела, что является необходимым условием для нормального сперматогенеза. В мошонке левое яичко находится ниже правого. Яички разделены перегородкой мошонки и окружены оболочками. Яичко подвешено на **семенном канатике**, в состав которого входят семявыносящий проток, мышцы и фасции, кровеносные и лимфатические сосуды, нервы.

Морфология

Этот орган представляет собой трубчатую железу. В яичке различают выпуклые латеральную и медиальную поверхности, два края – передний и задний, а также верхний и нижний полюсы.

Каждое яичко помещается в отдельной серозной полости, так как брюшина охватывает его со всех сторон. **Серозная (влагалищная) оболочка** яичка имеет висцеральный и париетальный листки. Первый покрывает яичко и его придаток и переходит во второй. Между обоими листками находится щелевидное пространство – **серозная полость**, в которой содержится немного серозной жидкости. Серозная полость возникает в эмбриогенезе как выпячивание брюшины сквозь переднюю стенку живота к развивающимся в брюшной полости яичкам. Миграция яичек из брюшной полости в полость малого таза продолжается до 7 месяца внутриутробного развития. При опускании яичка в мошонку связь его серозной полости с полостью брюшины полностью утрачивается.

Снаружи яичко покрыто плотной, белой фиброзной (соединительнотканной) оболочкой, получившей название **белочной оболочки** (рис. 15). Под ней находится паренхима яичка. Белочная оболочка разрастается вглубь яичка, образуя его **средостение**. От средостения в толщу органа радиально вырастают тонкие перегородки, которые делят его на конусовидные дольки. Их число может достигать 300.

С яичком, где в **извитых семенных канальцах** образуются сперматозоиды, связано начало системы семявыносящих путей и органов, которые секретируют компоненты спермы. Так, 15 – 20 прямых канальцев яичка направляются к средостению яичка, где образуют сеть яичка. Эта сеть формирует 15 – 20 выносящих канальцев, которые прободают белочную оболочку заднего края яичка и направляются в головку придатка яичка.

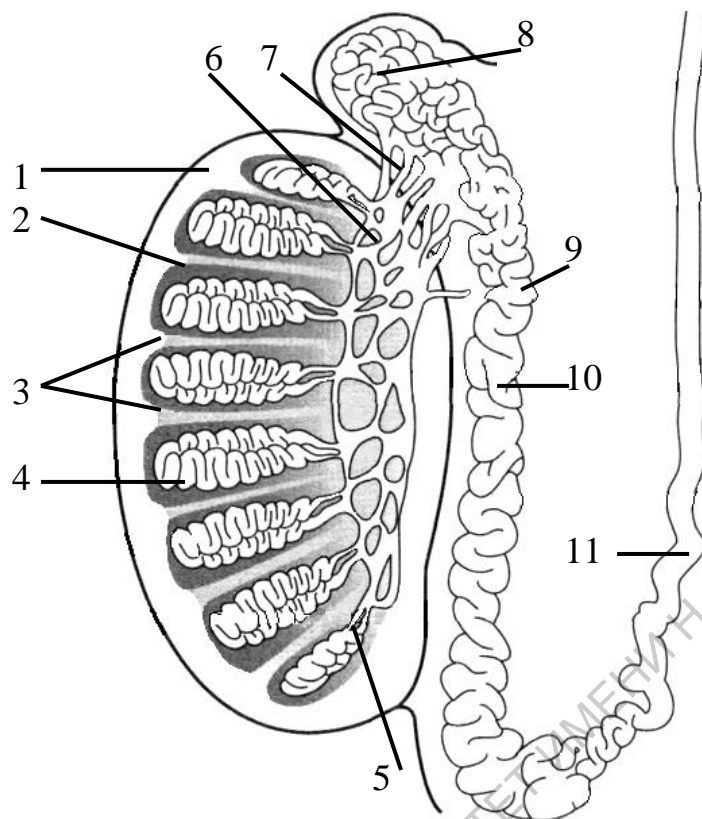


Рисунок 15 – Строение яичка и его придатка

(по Г. Л. Биличу, В. А. Крыжановскому, 2006; с изменениями) :

- 1 – белочная оболочка; 2 – междольковые перегородки; 3 – долька яичка;
 4 – извитые семенные канальцы (от одного до четырех); 5 – прямые семенные канальцы;
 6 – средостение яичка и сеть семенных канальцев средостения;
 7 – выносящие семенные канальцы; 8 – головка придатка яичка; 9 – хвост придатка яичка;
 10 – проток придатка яичка; 11 – семявыносящий проток

Придаток (эпидидимис) плотно прилегает к заднему краю яичка и представляет собой систему канальцев, заполненных сперматозоидами. В придатке яичка различают головку, тело и хвост. Жидкость, которая им продуцируется, разбавляет сперму, активизирует сперматозоиды и образует слой гликокаликса. Этот слой покрывает сперматозоиды, обеспечивая их антигенные свойства и способность адсорбировать на себе ряд веществ. Только сперматозоиды, прошедшие придаток, приобретают способность к активному передвижению. Единственный канал придатка яичка штопоробразно закручен и в расправленном виде может достигать 3 – 6 м. В хвосте придатка он переходит в **семявыносящий проток**, который входит в состав семенного канатика.

Семявыносящий проток – парный орган с извилистым ходом и длиной около 50 см. Созревшие, но малоподвижные сперматозоиды вместе с жидкостью кислой реакции по семявыносящему протоку в результате перистальтики его стенки выводятся из придатка яичка. Некоторое время семенная жидкость накапливается в конечном расширении семявыносящего протока – ампуле. Перед ампулой семявыносящий проток образует боковые выпячивания – **семенные пузырьки**. Их складчатая слизистая оболочка

вырабатывает густой желтоватый секрет, который смешивается со спермой и разжижает ее (составляет 75% эякулята), питает и активирует сперматозоиды.

Выделительный проток каждого семенного пузырька соединяется с конечным отделом ампулы семявыносящего протока и образует **семявыбрасывающий проток** длиной около 2 см. Последний прорывает предстательную железу и открывается в предстательную часть мужского мочеиспускательного канала. **Предстательная железа**, которая выделяет секрет, также являющийся компонентом спермы, открывается в мочеиспускательный канал. В этот канал также открываются **бульбоуретральные железы (куперовы)** – парные округлые железы величиной с горошину, которые вырабатывают вязкий секрет, предохраняющий слизистую оболочку мочеиспускательного канала от раздражающего действия мочи.

Кровоснабжение и иннервация

Кровоснабжение яичка и его придатка осуществляется **яичковой артерией**, которая отходит от брюшной аорты, а также **кремастерной артерией**, являющейся ветвью нижней надчревной артерии, отходящей от наружной подвздошной артерии. Сосуды и нервы проникают в яичко через средостение яичка. Отток крови от яичка происходит в **яичковую вену** через лозовидное венозное сплетение, которое входит в состав семенного канатика. Правая яичковая вена впадает в нижнюю полую, а левая – в левую почечную вену.

Иннервируют яичко ветви вегетативного яичкового сплетения, связанного с чревным сплетением.

Структурно-функциональная единица и микроанатомия яичка

Структурно-функциональной единицей паренхимы яичка является долька. Их насчитывается от 150 до 300 в каждом яичке. Долька яичка имеет форму конуса, основание которого обращено к белочной оболочке, а верхушка – к средостению, от которого веерообразно расходятся междольковые соединительно-тканые перегородки (рис. 16).

1. **Соединительнотканная строма** дольки яичка подразделяется на плотную и мягкую. Плотная строма состоит из плотной волокнистой соединительной ткани и включает белочную оболочку и отходящие от нее междольковые септы (перегородки). Мягкая строма состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, которая находится внутри дольки и является опорно-трофической структурой для канальцев яичка.

2. **Микроциркуляторное гемокapиллярное русло** располагается вдоль междольковых перегородок и оплетает семенные канальцы.

3. **Рабочий компонент паренхимы дольки.** В состав каждой дольки входят 3 – 4 **извитых семенных канальца**. Извитые канальцы начинаются

слепо, длина каждого из них составляет 50 – 150 см. Общая длина всех канальцев одного яичка достигает 300 – 500 м. Извитые семенные канальца являются сперматогенной структурой, в которой в результате сперматогенеза постоянно образуются сперматозоиды.

В строении стенки извитого семенного канальца присутствует однослойный цилиндрический **сперматогенный эпителий**, который включает **сперматогенные клетки**, находящихся на разных стадиях сперматогенеза, а также **клетки Сертоли (суспендоциты, или поддерживающие эпителиоциты)** (рис. 16). На базальной мембране, расположенной непосредственно над подлежащими кровеносными капиллярами и волокнами оболочки канальца, залегают **сперматогонии** ($2n2c$). По мере продвижения к просвету канальца располагаются **сперматоциты первого** ($2n4c$) и **второго** ($1n2c$) **порядков**, а также **сперматиды** ($1n1c$) и **сперматозоиды** ($1n1c$).

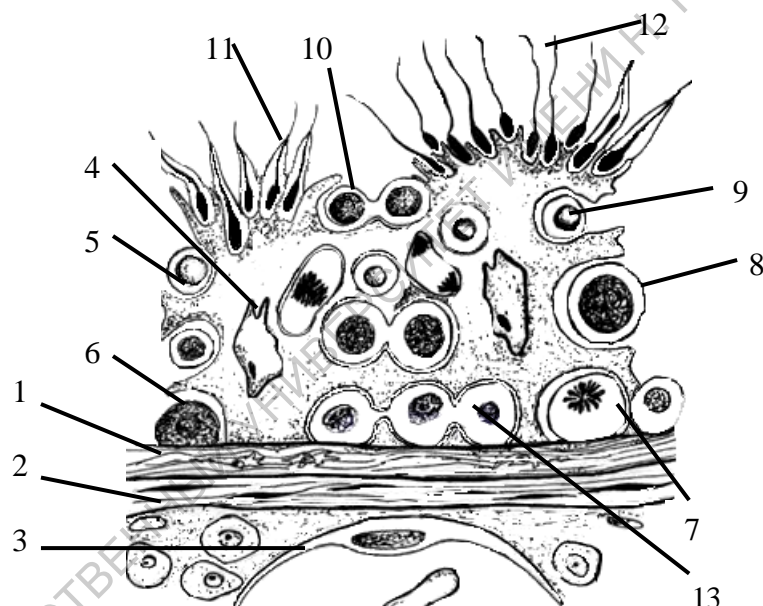


Рисунок 16 – Строение сперматогенного эпителия извитых семенных канальцев яичка (по С. Л. Кузнецову и др., 2002; с изменениями) :

- 1 – базальная мембрана сперматогенного эпителия; 2 – ядра клеток оболочки семенного канальца и волокна; 3 – сопридельный со стенкой извитого семенного канальца кровеносный сосуд; 4 – ядро клетки Сертоли; 5 – зоны плотных контактов между отростками соседних клеток Сертоли; 6 – темные сперматогонии типа А; 7 – сперматогонии типа В; 8 – сперматоциты первого порядка; 9 – сперматоциты второго порядка; 10 – ранние (округлые) сперматиды; 11 – поздние (удлиненные) сперматиды; 12 – сперматозоиды в просвете семенного канальца; 13 – светлые сперматогонии типа А

Клетки Сертоли – единственный вид несперматогенных клеток сперматогенного эпителия извитых семенных канальцев. Это высокие, крупные клетки, их широкий базальный полюс прилежит к базальной мембране эпителия, а суживающийся апикальный полюс направлен в просвет извитого канальца. Они имеют углубления, в которых развиваются сперматозоиды. Клетки Сертоли имеют крупное ядро с неровными контурами, светлую кариоплазму, интенсивно окрашенное трехчленное

ядрышко. Ядро смещено к базальному полюсу. У этих клеток есть длинные и многочисленные пальцевидные выросты, которые могут одновременно контактировать с большим количеством сперматозоидов, находящихся на разных стадиях развития. Своими отростками sustentocytes делят сперматогенный эпителий на два отдела: **базальный**, в котором находятся диплоидные сперматогенные клетки, не вступившие в мейоз, т. е. находящиеся на стадиях размножения, и **адлюминальный отдел**, расположенный ближе к просвету канальца и содержащий клетки, находящиеся на последних этапах сперматогенеза.

Клетки Сертоли выполняют важную роль в сперматогенезе: обеспечивают опорную, трофическую (доставка питательных веществ сперматогенным клеткам), защитно-барьерную функции. Под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза клетки Сертоли синтезируют **андрогенсвязывающий белок (АСБ)**, который переносит мужские половые гормоны к сперматогенным клеткам и тем самым обеспечивает нормальное течение сперматогенеза. Клетки Сертоли фагоцитируют погибшие и аномальные половые клетки, а также способствуют перемещению развивающихся сперматозоидов от базальной мембраны к просвету канальца. Это гомологи фолликулярных клеток яичника. Поэтому у них присутствует синтетическая и секреторная функции. Они секретируют жидкость, заполняющую просвет канальцев и необходимую для транспортировки сперматозоидов по ним.

Клетки Сертоли вместе с другими структурами стенки канальца формируют **гематотестикулярный барьер**, препятствующий проникновению токсических веществ, бактерий и антител из крови к сперматогенному эпителию. Важность гематотестикулярного барьера связана с тем, что созревающие клетки сперматогенного эпителия отличны по хромосомному составу от соматических клеток и представляют собой аутоантигены. Поэтому при нарушении этого барьера может возникнуть аутоиммунная реакция, сопровождающаяся гибелью или уничтожением сперматогенных клеток. Большую роль в создании гематотестикулярного барьера принадлежит отросткам клеток Сертоли.

Таким образом, **компонентами гематотестикулярного барьера** являются: 1) эндотелий капилляров, оплетающих извитые семенные канальцы; 2) базальная мембрана капилляра; 3) слой коллагеновых волокон в составе коллагенового слоя канальца; 4) слой миоидных клеток канальца (это сократительные клетки, или миофибробласты, похожие на гладкие миоциты, так как в их цитоплазме имеются сократительные актиновые фибриллы, которые обеспечивают перистальтическое сокращение стенок канальца); 5) базальная мембрана извитого семенного канальца; 6) плотные соединения между отростками клеток Сертоли. Периодически контакты гематотестикулярного барьера открываются, пропуская дифференцирующиеся клетки из базальных слоев в адлюминальную область.

Сперматогонии ($2n2c$) – крупные клетки-предшественницы сперматогенеза в составе сперматогенного эпителия. Они активируются к

началу пубертатного периода развития и делятся митозом в базальном отделе извитого канальца. Именно сперматогонии вступают в первую фазу сперматогенеза – фазу размножения, которая характеризуется митотическим делением сперматогоний. При делении сперматогенных клеток они не расходятся и образуют цепочки сперматогенного синцития, в которых клетки соединены цитоплазматическими мостиками.

Выделяют два типа сперматогоний: **сперматогонии А** и **сперматогонии В**. По степени конденсации хроматина в ядрах сперматогонии типа А делятся на: 1) **темные сперматогонии А** – это покоящиеся, истинно стволовые клетки; 2) **светлые сперматогонии А** – это делящиеся полустволовые клетки, которые претерпевают 4 митотических деления; отличаются рыхлым хроматином и заметными ядрышками.

Сперматогонии – наиболее чувствительные клетки яичка. Многие факторы (в том числе ионизирующее излучение, перегревание, прием алкоголя, голодание, местное воспаление) могут легко вызвать их дегенеративные изменения. К своему последнему делению светлые сперматогонии типа А превращаются в сперматогонии типа В, которые становятся сперматоцитами первого порядка, вступая в редупликацию фазы роста сперматогенеза.

Сперматоциты первого порядка ($2n4c$) – округлые клетки, которые также связаны друг с другом с помощью цитоплазматических мостиков, которые образуются в результате неполной цитотомии при делении, что способствует синхронизации процессов развития и переноса питательных веществ. Такая ассоциация клеток (синцитий), образованная одной сперматогонией А (материнской), перемещается из базального отдела извитого семенного канальца в адлюминальный. В процессе фазы роста сперматогенеза сперматоциты первого порядка в несколько раз увеличиваются в объеме, в их ядре происходит удвоение генетического материала – $2n4c$, становится хорошо заметен рисунок хроматина. Именно в этих клетках происходит конъюгация хромосом и первая рекомбинация генов результате кроссинговера. Эти клетки вступают в длительную (около 3 недель) профазу первого деления мейоза.

Фаза созревания характеризуется завершением первого деления мейоза: сперматоциты первого порядка заканчивают профазу, проходят первые метафазу, анафазу, телофазу, в результате чего из одного сперматоцита первого порядка образуются два **сперматоцита второго порядка** ($1n2c$). Во время анафазы I и расхождения хромосом, состоящих из двух сестринских хроматид, к полюсам клетки, происходит вторая рекомбинация генетического материала. Сперматоциты второго порядка имеют меньшие по сравнению со сперматоцитами первого порядка размеры и располагаются в адлюминальном отделе извитого канальца. Сперматоциты второго порядка существуют всего одни сутки, что делает их практически невидимыми на гистологическом препарате в отличие от большого количества сперматоцитов первого порядка на срезе извитого канальца.

Сперматоциты второго порядка вступают во второе деление мейоза (эквационное), которое проходит без редупликации хромосом. Во время анафазы II при расхождении хроматид к полюсам клетки происходит третья рекомбинация генетического материала. В результате эквационного деления из двух сперматоцитов второго порядка образуются 4 **сперматиды** (1n1c) – сравнительно мелкие клетки с бледным ядром, гаплоидным набором ДНК и содержащие либо X-, либо Y-хромосому.

В фазу формирования происходит спермиогенез: сперматиды преобразуются в зрелые половые клетки – сперматозоиды, что в организме человека занимает до 20 суток. При этом у сперматиды формируется головка, хвост и митохондриальная муфта, аппарат Гольджи преобразуется в плотную гранулу – акросому, клеточный центр формирует проксимальную (располагается ближе к ядру) центриоль и дистальную. От дистальной центриоли начинаются фибриллы жгутика. Почти вся цитоплазма клетки исчезает, за исключением небольшого участка, покрывающего головку, называемого остаточным тельцем. На этой стадии сперматогенеза разрываются цитоплазматические мостики между сперматогенными клетками, и сперматозоиды оказываются свободными, их хвостики обращены в просвет извитых семенных канальцев, однако они еще не способны к передвижению и оплодотворению.

Время, необходимое для развития сперматогонии А в сперматозоид, готовый войти в придаток яичка, у человека – 65 дней, однако окончательная дифференцировка сперматозоидов происходит в протоке придатка в течение следующих двух недель. Только в области хвоста придатка сперматозоиды становятся зрелыми половыми клетками и приобретают способность к самостоятельному передвижению и оплодотворению яйцеклетки.

Сперматозоид человека имеет головку, шейку, промежуточный отдел и хвост. Головка имеет яйцевидную форму, практически лишена цитоплазмы. Она содержит крупное плотное ядро, обладающее, как и ядро яйцеклетки, одним (гаплоидным, 1n1c) набором хромосом (23 хромосомы). На переднем полюсе головки под плазматической мембраной расположена **акросома**, производное комплекса Гольджи. Содержащиеся в ней фертилизационные ферменты (гиалуронидаза и трипсин) при оплодотворении растворяют плотную блестящую фолликулярную оболочку яйцеклетки и способствуют проникновению сперматозоида в яйцеклетку.

В шейке располагаются проксимальная и дистальная центриоли.

Главная двигательная основа жгутика – **аксонема**. Она берет начало от дистальной центриоли. Осевая нить проходит через весь промежуточный отдел и через весь хвостик. В промежуточном отделе вокруг аксонемы находится спиральная структура, которая образуется 12 – 15 витками митохондрий, обеспечивающих сперматозоид энергией для движения – это **митохондрион**. Стержень аксонемы состоит из двух центральных одиночных микротрубочек, окруженных кольцом из девяти двойных микротрубочек (дуплетов). При этом только одна микротрубочка каждого дуплета имеет законченное строение и содержит 13 протофиламентов, тогда

как вторая состоит из 11 протофиламентов из димерного полимеризованного белка *тубулина*. С микротрубочками связан белок *динеин*, который образует так называемые динеиновые ручки между микротрубочками. С его помощью гидролизуются молекулы АТФ и преобразуется выделившаяся при этом химическая энергия в механическую, за счет которой осуществляется движение спермиев. Мужчины с генетическим синдромом отсутствия динеина во всех клетках, обладающих ресничками и жгутиками, несут проявления триады Картедженера: они стерильны (из-за неподвижности спермиев), подвержены респираторным инфекциям (из-за неподвижности ресничек мерцательного эпителия, выстилающего дыхательные пути), у них в 50% случаев сердце в средостении смещено вправо.

Клетки Лейдига (интерстициальные эндокриноциты) являются эндокринной частью паренхимы яичка и располагаются группами между канальцами вблизи капилляров в соединительной ткани. Это крупные округло-овальной формы клетки, имеющие светлое овальное ядро с 1–2 ядрышками, большое количество в цитоплазме жировых капель. Оксифильная цитоплазма вакуолизирована по периферии клетки. Клетки Лейдига активно синтезируют мужские половые гормоны – андрогены (тестостерон, дигидротестостерон).

Как уже отмечалось, по мере созревания сперматозоиды попадают в просвет извитых семенных канальцев, которые переходят в короткие **прямые семенные канальцы**. Последние являются только семявыносящими структурами, их просвет выстлан в отличие от извитых канальцев однослойным плоским эпителием. Прямые канальцы продолжают систему семявыносящих путей, выходят из дольки яичка и открываются в сильно разветвленные протоки, называемые **сетью семенника**, которая расположена в средостении яичка. Из сети выходят 12–20 **выносящих семенных канальцев**, которые прободают белочную оболочку в верхней части яичка в области его **ворот**. Кровеносные и лимфатические сосуды и нервы также проходят через ворота яичка. Каждый выносящий семенной каналец следует вверх, и, сильно извиваясь, образует конусовидную структуру **канальца придатка яичка**.

Функции яичка

1. **Сперматогенез** – процесс образования сперматозоидов (сперматозоид в переводе с греческого означает *spermatos* – семя, *zoon* – живое существо). Впервые эти клетки были открыты в человеческом семени в 1677 г лейденским студентом Гаммом, который показал их своему знаменитому учителю Левенгуку. И хотя формально открытие сперматозоидов принадлежит Гамму, детально рассмотрел, зарисовал и описал сперматозоиды именно Левенгук. Вскоре он описал сперматозоиды многих животных и высказал предположение, что «семенные зверьки» участвуют в зачатии, о чем сообщил специальным письмом в Британское Королевское научное общество. Однако более 100 лет после открытия в науке

доминировала точка зрения, что сперматозоиды являются паразитическими существами в сперме, а оплодотворяет сама семенная жидкость. Термин «сперматозоид» появился только в начале XIX в. Его ввел академик Петербургской Академии наук, немец по происхождению, Карл Эрнст фон Бэр.

Как было отмечено ранее, сперматозоиды – специализированные гаплоидные клетки, участвующие в осеменении, оплодотворении и репродукции. Они проходят несколько стадий дифференцировки и имеют несколько поколений клеток-предшественников. С наступлением репродуктивного возраста периодически часть изолированных сперматогоний в извитых семенных канальцах яичка вступает на путь необратимой дифференцировки, заканчивающейся образованием сперматозоидов. Это и есть сперматогенез, для которого существует определенный цикл, состоящий из четырех последовательных стадий, отличающихся образованием разных генераций клеток: 1) размножения, 2) роста, 3) созревания, 4) формирования.

У здорового взрослого мужчины в 1 мл спермы содержится около 100 млн сперматозоидов. В эякуляте может содержаться от 300 до 600 млн сперматозоидов, их длительность жизни колеблется от 2 до 4 дней, а их оплодотворяющая способность сохраняется в течение 1–2 дней после совокупления. В настоящее время нормальной считается концентрация сперматозоидов в эякуляте 20 млн/мл, а средний объем выделяемой спермы – 2.5 – 3.5 мл. Только 1% так называемых «оплодотворяющих» сперматозоидов достигает яйцеклетки, 85% являются блокаторами движения других половых клеток.

2. Экскреторная функция – выведение мужских половых клеток по семявыносящим путям. После ослабления связи с клетками Сертоли в извитых семенных канальцах дифференцированные сперматозоиды попадают в водянистую жидкость, заполняющую их просветы. Хвост и центриоли мужских половых клеток представляют собой локомоторный аппарат, позволяющий сперматозоидам активно передвигаться. Хвост совершает волнообразные движения винтового характера таким образом, что головка сперматозоида вращается вокруг своей длинной оси и одновременно движется вперед. Скорость движения составляет приблизительно 1 – 2 мм в минуту, однако она зависит от интенсивности потока в среде, в которой находятся мужские половые клетки. Их движение обусловлено отрицательным реотаксисом, под которым подразумевается способность передвигаться против течения секрета. Эти клетки также обладают положительным *хемотаксисом* по отношению к слабо щелочной среде (щелочной характер секрета имеют железы шейки матки, влияющий на среду в своде влагалища). Кислая среда, в зависимости от степени кислотности, замедляет или останавливает движение сперматозоида. В слабо кислом влагалищном секрете сперматозоиды обычно быстро гибнут.

Из извитых семенных канальцев сперматозоиды передвигаются в прямые семенные каналы, переходящие в сеть, которая располагается в средостении яичка. В этих канальцах их активная подвижность прекращается.

В результате пассивного транспорта сперматозоиды поступают через выносящие каналы яичка в проток его придатка, в котором они в течение некоторого времени задерживаются и «смешиваются» с возникшим здесь секретом. Благодаря перистальтике мышечных элементов в стенке протока придатка, сперматозоиды проходят через семявыносящий проток вплоть до его ампулы, где накапливаются и в которую открываются выводные протоки семенных пузырьков. Из семявыносящего протока сперма поступает в семяизвергательный проток (канал), который возникает в результате слияния выводного протока семенного пузырька и нижнего отдела семявыносящего протока. Семяизвергательный проток, пройдя через толщу предстательной железы, открывается по обеим сторонам семенного бугорка в мочеиспускательный канал. При прохождении последнего через предстательную железу к составу спермы присоединяется секрет простаты, характеризующийся щелочной реакцией и специфическим запахом, который, благодаря своей щелочной реакции, возвращает сперматозоидам их способность к активному передвижению.

3. **Эндокринная функция** – выработка мужских половых гормонов – андрогенов, влияющих на развитие первичных и вторичных половых признаков. У плода андрогены секретируются в коре надпочечников, которые сохраняют эту функцию и после рождения.

Андрогены (тестостерон, дегидроандростерон и андростерон), которые вырабатываются **клетками Лейдига**, обладают широким спектром действия на различные чувствительные к ним клетки, стимулируя их рост и функциональную активность. Андрогены влияют на ход сперматогенеза и обмен веществ, стимулируют синтез белка и ускоряют рост тканей. Андрогены вместе с другими гормонами регулируют развитие опорно-двигательного аппарата, и в определенном возрасте останавливают рост костей в длину. Тестостерон определяет развитие вторичных мужских половых признаков, например, оволосения по мужскому типу. Таким образом андрогены формируют так называемый гормональный пол. По сравнению с количеством тестостерона в крови его содержание в яичках во много раз выше, особенно вблизи базальной мембраны семенного канальца. Если произвести удаление половых желез (кастрацию) в зрелом возрасте, то исчезают вторичные половые признаки и способность к репродукции; если операцию провести в раннем возрасте – прекращается половое развитие. Мужские половые гормоны способствуют формированию не только вторичных мужских половых признаков, но и обеспечивают рост и развитие мужских половых органов. Мужские половые гормоны также влияют на половое поведение.

Синтез андрогенов и развитие сперматогенного эпителия осуществляются под контролем **гормонов передней доли гипофиза** (фолликулостимулирующего гормона (фоллитропина или ФСГ), лютропина (лютеинизирующего гормона (ЛГ) и пролактина)). Нарушение биосинтеза гонадотропных гормонов приводит к изменению функции яичка. Так, при недостаточном содержании ЛГ, который действует на клетки Лейдига,

происходит их атрофия и снижение продукции тестостерона. В связи с тем, что тестостерон активизирует последние стадии сперматогенеза, происходит появление признаков вторичного гипогонадизма, сперматогенез прекращается на этапе образования сперматоцитов I порядка: у больных развиваются олигоспермия и бесплодие. К бесплодию приводит также снижение уровня ФСГ, который в обычных условиях также стимулирует сперматогенез и поддерживает развитие семенных канальцев яичек. Пролактин принимает участие в развитии половых органов; при его недостатке могут возникать признаки атрофии половых желез. У детей секреция гонадотропных гормонов невелика, так как тормозится гормоном эпифиза мелатонином. К 10 годам жизни ребенка это действие эпифиза снижается в результате его кальцификации и атрофии секреторных элементов.

Взаимоотношения гонадотропной функции гипофиза и функций яичка осуществляются по принципу обратной связи. Так, снижение уровня тестостерона в крови, например, при кастрации, приводит к усилению продукции и выделения гонадотропных гормонов, а при избытке тестостерона этот процесс угнетается. Ингибин, гормон, секретируемый клетками Сертоли, также является регулятором гипофизарной секреции: он тормозит образование ФСГ в аденогипофизе.

Существует тесная коррелятивная связь функций яичка с функцией других периферических желез внутренней секреции – щитовидной железой и надпочечниками. **Гормоны щитовидной железы** (главным образом тироксин) усиливают обменные процессы в яичке, ускоряют синтез и секрецию тестостерона, однако, находясь в крови в избыточных количествах, они нарушают эти процессы. Недостаточность функции щитовидной железы в раннем детском возрасте вызывает задержку полового развития. Избыточная секреция корой надпочечников андрогенов приводит к подавлению секреции гормонов яичка. Выделение тестостерона подавляется женскими половыми гормонами – эстрогенами.

Центральная нервная система также участвует в регуляции функций яичка. Нервная регуляция обеспечивается чувствительными центрами коры больших полушарий, подкорковых ядер и половым центром гипоталамуса, нейросекреторные ядра которого ациклически выделяют гонадолиберины и гонадостатины, поэтому функционирование мужской половой системы и сперматогенез происходит плавно, без резких колебаний. Гонадолиберин стимулирует синтез аденогипофизом гонадотропных гормонов – ФСГ и ЛГ, гонадостатин – тормозит.

4. Участие в регуляции эмбрионального развития. Секретируемый клетками Сертоли фактор регрессии мюллеровых протоков – **антимюллеров гормон** (АМГ) способствует инволюции эмбриональных мюллеровых протоков. Под влиянием андрогенов во внутриутробном периоде происходит дифференцировка и последующее развитие половых органов.

Контрольные вопросы и задания для самостоятельной работы студентов по теме

1. Выполните рисунок строения дольки яичка в рабочей тетради. Обозначьте ее ключевые структуры. Каково их участие в формировании репродуктивной функции яичка? Ответ поясните при использовании табл. 6:

Таблица 6 – Характеристика морфологии и функций некоторых клеток паренхимы яичка

Название клеток в составе извитого семенного канальца	Хромосомный набор	Стадия сперматогенеза, когда образуются эти клетки	Расположение клеток в эпителии	Морфология клеток	Функции клеток
1	2	3	4	5	6

2. В каких структурах яичка образуются сперматозоиды, а в каких – мужские половые гормоны?

3. Повторите темы «Мейоз» и «Гаметогенез». Дайте ответы на вопросы к рис. 17:

- Какой набор хромосом и ДНК у клеток перед первым делением мейоза?

- Какой набор хромосом и ДНК у клеток в различные периоды первого деления мейоза?

- Какой набор хромосом и ДНК у клеток перед вторым делением мейоза?

- Какой набор хромосом и ДНК у клеток в различные периоды второго деления мейоза?

- В какую стадию мейоза происходит конъюгация и перекрест хромосом?

- В мейозе трижды происходит рекомбинация генетического материала. Когда?

- Что характерно для интерфазы между первым и вторым делениями мейоза?

- Перечислите фазы мейоза, во время которых хромосомы - двухроматидные. Как называется такое состояние хромосом?

- Каков биологический смысл мейоза?

- Сколько клеток образуется в результате мейоза из одной материнской клетки?

- Назовите ключевые отличия сперматогенеза и овогенеза.

- Когда в организме человека происходят разные стадии мейоза, сперматогенеза и овогенеза?

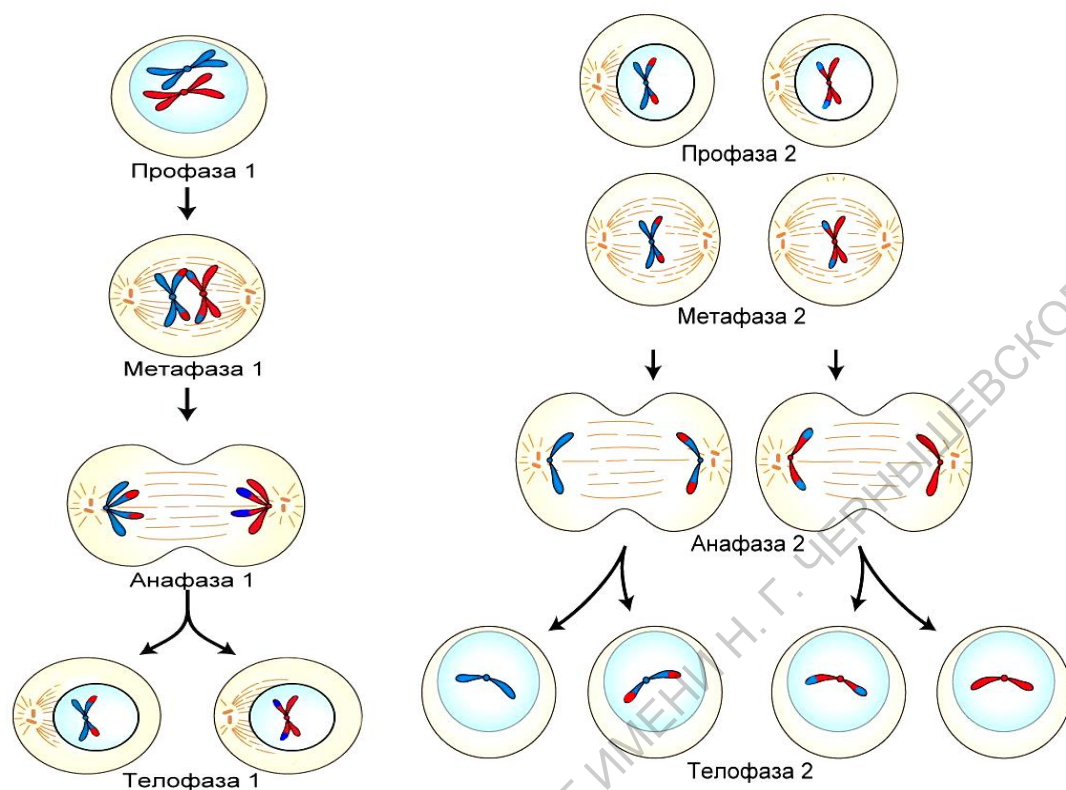


Рисунок 17 – Ключевые события мейоза (по В. Н. Ярыгину, 2003; с изменениями)

3. Найдите дополнительную информацию по теме «Гаметогенез». Запишите номера тестов, против каждого – правильные варианты ответа.

Тест 1. Набор хромосом предшественников гамет в зоне размножения:

1. Диплоидный.
2. Гаплоидный.
3. Сперматогонии – диплоидный, овогонии – гаплоидный.
4. Сперматогонии – гаплоидный, овогонии – диплоидный.

Тест 2. Набор хромосом и ДНК клеток в зоне созревания после первого деления мейоза:

1. $2n4c$.
2. $2n2c$.
3. $n2c$.
4. nc .

Тест 3. Набор хромосом гамет:

1. $2n4c$.
2. $2n2c$.
3. $n2c$.
4. nc .

Тест 4. Периоды сперматогенеза:

1. Рост.
2. Развитие.
3. Размножение.
4. Созревание.
5. Формирование.

Тест 5. Из одного сперматоцита после двух делений мейоза образуется:

1. 8 сперматозоидов.
2. 2 сперматозоида.
3. 1 сперматозоид.
4. 4 сперматозоида.

Тест 9. Обозначьте верные суждения из предложенных:

1. В зоне роста хромосомный набор $2n$.
2. В зоне созревания мужских половых желез происходят два деления мейоза – редукционное и эквационное.
3. При овогенезе из одного овоцита образуется четыре нормальные яйцеклетки.
4. При овогенезе из одного овоцита образуется одна нормальная яйцеклетка и четыре направительных (полярных) тельца.

4. Как осуществляется гормональная регуляция процессов сперматогенеза?

5. Выберите правильный ответ. В головке сперматозоида содержится:
1) гаплоидное ядро; 2) диплоидное ядро; 3) акросома; 4) рибосомы.

6. Выберите правильный ответ. Аксонема – осевая нить жгутика – сложно организованный цитоскелетный комплекс жгутика состоит из фибрилл: 1) 1 центральной, 9 пар периферических; 2) 2 центральных, 9 пар периферических; 3) 2 центральных, 9 периферических; 4) 1 центральной, 9 периферических.

7. Выберите правильные ответы. Акросома содержит следующие ферменты: 1) гиалуронидазу; 2) химотрипсин; 3) трипсин; 4) липазу; 5) динеин.

8. Выберите правильные ответы. К белкам жгутика относятся: 1) актин; 2) динеин; 3) тубулин; 4) миозин; 5) трипсин.

9. Выберите правильный ответ. Сперматозоиды развиваются в:
1) прямом семенном канальце; 2) извитых семенных канальцах;
3) выносящем семенном канальце; 4) семявыносящем протоке.

10. Выберите правильные ответы. Синцитий образуют:
1) сперматогонии; 2) сперматоциты I порядка; 3) сперматиды;
4) сперматозоиды; 5) сперматоциты II порядка.

11. Выберите правильный ответ. На стадии роста находятся:
1) сперматогонии; 2) сперматоциты I порядка; 3) сперматоциты II порядка;
4) сперматиды.

12. Выберите правильный ответ. На стадии формирования: 1) исчезают митохондрии; 2) исчезают центриоли; 3) отторгается цитоплазма; 4) уплотняется аппарат Гольджи.

13. Выберите правильный ответ. Комплекс Гольджи в сперматозоиде расположен в: 1) головке; 2) шейке; 3) промежуточном отделе; 4) хвостике.

14. Выберите правильный ответ. Митохондрии и митохондрион в сперматозоиде расположены в: 1) головке; 2) шейке; 3) промежуточном отделе; 4) хвостике.

15. Выберите правильный ответ. Центриоли в сперматозоиде расположены в: 1) головке; 2) шейке; 3) промежуточном отделе; 4) хвостике.

16. Выберите правильный ответ. Местом приобретения сперматозоидами подвижности является: 1) прямые семенные канальцы; 2) извитые семенные канальцы; 3) прямые и извитые семенные канальцы; 4) проток придатка яичка; 5) семявыносящий проток.

17. В чем заключаются отличия в строении и функционировании семенных канальцев яичка и разных отделов семявыносящих путей?

18. На гистологическом срезе извитого семенного канальца расположены клетки вблизи базальной мембраны. Некоторые из них делятся. Что это за клетки? Назовите стадию сперматогенеза и функции этих клеток.

19. На гистологическом препарате среза яичка между извитыми семенными канальцами обнаружены скопления гипертрофированных клеток многоугольных клеток, содержащих большое количество липидных включений. Какие это клетки? К каким последствиям в организме может привести изменение их морфофункционального состояния?

20. Какие функции выполняют sustentocytes и какое строение они имеют?

21. Одна из клеток сперматогенного эпителия в ходе сперматогенеза резко увеличивается в размерах, в ней становятся видны хромосомы, которые конъюгируют, образуя пары – биваленты. Назовите клетку и стадию сперматогенеза.

22. С помощью метода меченых антител, чувствительных к тестостерону и ингибину, на срезах мужской гонады выявлены клетки. Назовите эти клетки и где они располагаются в составе дольки яичка.

23. Назовите все клетки сперматогенного эпителия с антигенными для собственного организма свойствами. Каким образом в яичке осуществляется их «изоляция»?

24. В эксперименте у двух самцов крыс вызвано снижение выработки в гипофизе соответственно фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. Какие структуры гонады, и каким образом будут преимущественно реагировать в каждом случае?

25. Какие структуры входят в состав гаматотестикулярного барьера? Какова его функция и биологическое значение?

26. Микроскопический анализ участка стенки извитого семенного канальца выявил большое количество делящихся сперматогониев и сперматоцитов при небольшом количестве сперматид. Какой фазе сперматогенеза соответствует описанная гистологическая картина?

27. Микроскопический анализ участка стенки извитого семенного канальца показал преобладание сперматид, единичное появление сперматозоидов. Какой фазе сперматогенеза соответствует описанная гистологическая картина?

28. У зародыша мужского пола нарушена эндокринная функция эмбриональной гонады. Каким образом изменятся результаты формирования мужской половой системы?

29. Выберите правильный ответ. Где у человека преимущественно продуцируется жидкая часть спермы в: 1) яичках; 2) придатках яичек; 3) семявыносящем протоке; 4) придаточных железах полового аппарата?

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

Агаджанян Н. А. Физиология человека : учебник : в 2 т. / Н. А. Агаджанян, Е. К. Аганянц, Е. Б. Бабский. М. : Медицина, 1997. Т. 1. 367 с.

Анатомия позвоночных. В двух томах / А. Ромер, Т. Парсонс. Пер. с англ. А. Н. Кузнецова, Т. Б. Сидоровой / Под ред. Ф. Я. Держинского. М. : Мир, 1992. Т. 1. – 357 с. Т. 1. – 409 с.

Афанасьев Ю. И., Юрина Н. А., Котовский Е. Ф. Гистология, цитология и эмбриология / Под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. М. : Медицина, 2002. 744 с.

Бабский Е. Б. Физиология человека : учебник / Е. Б. Бабский, В. С. Гурфинкель, В. П. Дегтярев. М.: Медицина, 1997. Т. 1. 446 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Том 2. Органология. М. : Наука, 1964. 446 с.

Белоусов Л. В. Основы общей эмбриологии. М. : МГУ, 1993. 304 с.

Билич Г. Л., Крыжановский В. А. Анатомия человека. Русско-латинский атлас. Цитология. Гистология. Анатомия. Справочник. М. : Оникс, Харвест, 2006. 782 с.

Биология. Полный курс. В трех томах / Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский М. : 2002. Т.1 – 862 с. Т. 2 – 544 с. Т. 3 – 544 с.

Биология / Под ред. В. Н. Ярыгина. В двух книгах. Книга 2. М. : Высшая школа, 2003. 432. с.

Вылегжанина Т. А. Диффузная эндокринная система (APUD-система) : учебно-методическое пособие. Минск : БГМУ, 2008. 35 с.

Газиев М. А. Морфогенез и топографо-анатомические особенности легких у человека на этапах пренатального онтогенеза и у крыс в норме и в эксперименте при воздействии алкогольной интоксикации. Астрахань, 2014. 143 с.

Гилберт С. Биология развития. В трех томах. М. : Мир, 1993-1995.

Гладышева А. А. Анатомия человека / Под ред. А. А. Гладышевой. М. : Физкультура и спорт, 1977. 343 с.

Голиченков В. А., Иванов Е. А., Никерясова Е. Н. Эмбриология. М. : Академия, 2004. 128 с.

Голиченков В. А., Иванов Е. А., Лучинская Н. Н. Практикум по эмбриологии. М. : Академия, 2004. 208 с.

Гунин А. Г. Гистология в схемах и таблицах. М. : Практическая медицина, 2011. 224 с.

Держинский Ф. Я., Васильев Б. Д., Малахов В. В. Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования. М. : Академия, 2013. 464 с.

Держинский Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М. : Аспект-Пресс, 2005. 320 с.

Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии. Л. : ЛГУ, 1985. 400 с.

Зиматкин С. М. Гистология, цитология и эмбриология. Минск : Высшая школа, 2013. 229 с.

Карапетян А. Ф., Дживанян К. А. О регенеративном потенциале печени озерной лягушки после частичной гепатэктомии // Цитология, 2006. Т. 48. №4. С. 346 – 353.

Карташев Н. Н., Соколов В. Е., Шилов И. А. Практикум по зоологии позвоночных. М. : Высшая школа, 1981. 320 с.

Козлов В. И., Гурова О. А. Анатомия человека. Краткий курс : учебное пособие для студентов медицинских вузов. М.: Практическая медицина, 2009. 64 с.

Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П. Зоология позвоночных. Учебник для студ. учреждений высш. пед. проф. образования. М. : Академия, 2012. 448 с.

Кузнецов С. Л. Гистология, цитология и эмбриология: учебник. М. : Мед. информ. агентство, 2007. 600 с.

Кузнецов С. Л., Мушкамбаров Н. Н., Горячкина В. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М. : Медицинское информационное агентство, 2002. 374 с.

Курепина М. М., Ожигова А. П., Никитина А. А. Атлас по анатомии человека. М. : ВЛАДОС, 2007. 239 с.

Курепина М. М., Ожигова А. П., Никитина А. А. Анатомия человека. М. : ВЛАДОС, 2010. 383 с.

Курзанов А. Н. Роль объемной передачи информации в структурно-функциональной организации органов // Научное обозрение. Медицинские науки, 2014. № 1. С. 165 – 166.

Левитэ Е. М., Уклонский А. Н., Кулаков В. Ф. Роль мертвого пространства в формировании и диагностике дыхательной недостаточности // Общая реаниматология, 2009, V. № 2. С. 76 – 78.

Милюков В. Е., Муршудова Х. М. Современные клиничко-анатомические представления о строении и функциях печени // Журнал анатомии и гистопатологии, 2014. Т. 3, № 1. С. 64 – 70.

Морфология человека / Под ред. Б. А. Никитюка, В. П. Чтецова. М. : Изд-во МГУ, 1990. 342 с.

Мяделец О. Д. Основы частной гистологии М. : Медицинская книга, 2002. 374 с.

Мяделец О. Д. Гистология, цитология и эмбриология человека. Витебск : Изд-во ВГМУ, 2007. 349 с.

Покровский В. М., Коротько Г. Ф. Физиология человека. М. : Медицина, 2004. 428 с.

Сапин М. Р. Анатомия человека. В 2 кн. Кн. 1. М. : Академия, 2008. 300 с.

Сапин М. Р. Анатомия человека. В 2 кн. Кн. 2. М. : Академия, 2008. 377 с.

Спланхнология. Учебное пособие / В. М. Черток, Л. Н. Кацук. Под общей ред. В. М. Чертока. Владивосток : Медицина ДВ, 2016. 92 с.

Студеникина Т. М. Вылегжанина Т. А., Островская Т. И., Стельмах И. А. Гистология, цитология и эмбриология. М. : Научно-издательский центр ИНФРА-М; Минск : Новое знание, 2013. 574 с.

Чебышев Н. В., Гринева Г. Г., Козарь М. В., Гуленков С. И. Биология (Учебник). М. : ВУНМЦ, 2000. 592 с.

Чикотеев С. П., Плеханов А. Н., Корнилов Н. Г. Современные взгляды на регенерацию печени // Хирургия, 2001. № 6. С. 59 – 62.

Шляхтин Г. В. Анатомия и эволюция нервной системы. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1984. 127 с.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., 1947. 540 с.

Шмидт Р., Тевс Г. Физиология человека. В трех томах. Том 2. М. : Мир, 2005. 314 с.

Этинген Л. Е. Лекции по анатомии человека. М. : Медицинское информационное агенство, 2007. 304 с.

Юшканцева С. И., Быков В. Л. Гистология, цитология и эмбриология: краткий атлас. М. : Просвещение, 2006. 96 с.

Fougere-Deschatrette C., Imaizumi-Scherrer T., Strick-Marchand H., Morosan S., Charneau P., Kremsdorf D., Faust D.M., Weiss M.C. Plasticity of hepatic cell differentiation: bipotential adult mouse liver clonal cell lines competent to differentiate in vitro and in vivo / Stem Cells, 2006. P. 25.

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Г.П.ДЕРЖАВИНСКОГО

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Глава 1. ОБЩИЙ ПЛАН ОРГАНИЗАЦИИ СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ ОРГАНОВ	6
Глава 2. ПЕЧЕНЬ: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ	10
Глава 3. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ	34
Глава 4. ЛЕГКИЕ: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ	48
Глава 5. ПОЧКА: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ	68
Глава 6. ЯИЧКО: МОРФОЛОГИЯ, СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ И ФУНКЦИИ	84
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	100

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНА
АЛЕКСАНДРА СУВОРОВА

**МОРФОЛОГИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ПАРЕНХИМАТОЗНЫХ ОРГАНОВ
(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ СВЯЗИ)**

Учебно-методическое пособие

/ для студентов биологического факультета /

Татьяна Викторовна Перевозникова,

доцент кафедры морфологии и экологии животных
биологического факультета
СГУ имени Н. Г. Чернышевского,
кандидат биологических наук.
Perevoznecova@yandex.ru

УДК 591.4 (072.8)
ББК 28.66
П 27

Электронный ресурс

ФГБОУ ВО Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского

2018